

# **Zum Verhalten des Kleinkantschils**

(*Tragulus javanicus* OSBECK 1765)

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der  
Philosophischen Doktorwürde  
vorgelegt der  
Philosophischen Fakultät II  
der Universität Zürich

---

von

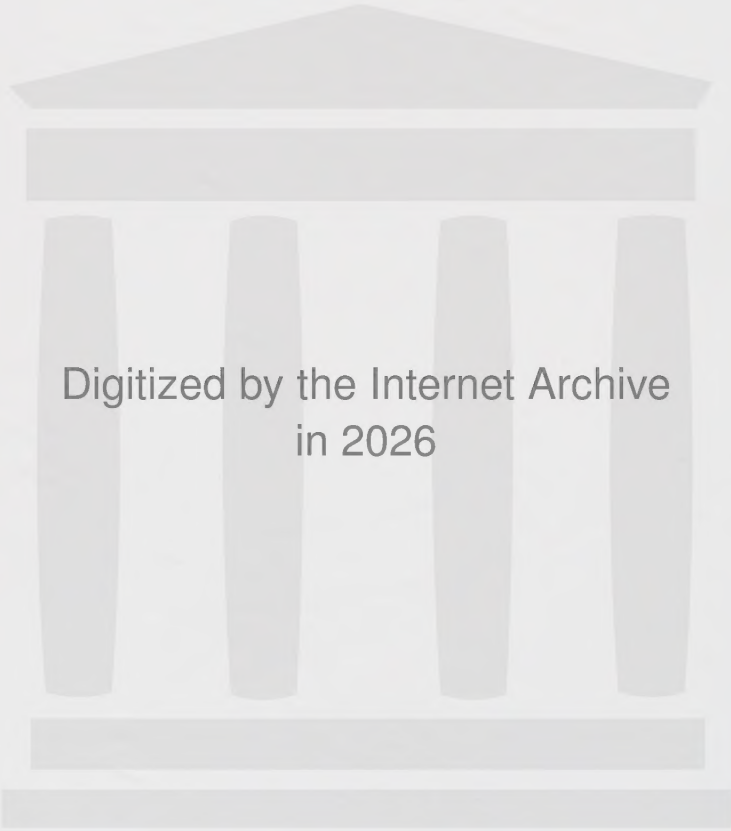
NIKOLAUS PAUL ROBIN  
von Uznach (Kt. St. Gallen)

Begutachtet von den Herren  
Prof. Dr. H. Hediger, Universität Zürich,  
Prof. Dr. K. Immelmann, Universität Bielefeld,  
Prof. Dr. B. Tschanz, Universität Bern,  
Prof. Dr. F. Walther, Texas A&M University,  
Prof. Dr. R. Wehner, Universität Zürich



Juris Druck + Verlag Zürich  
1979

---



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

# **Zum Verhalten des Kleinkantschils**

(*Tragulus javanicus* OSBECK 1765)

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der  
Philosophischen Doktorwürde  
vorgelegt der  
Philosophischen Fakultät II  
der Universität Zürich

von

NIKOLAUS PAUL ROBIN  
von Uznach (Kt. St. Gallen)

Begutachtet von den Herren  
Prof. Dr. H. Hediger, Universität Zürich,  
Prof. Dr. K. Immelmann, Universität Bielefeld,  
Prof. Dr. B. Tschanz, Universität Bern,  
Prof. Dr. F. Walther, Texas A&M University,  
Prof. Dr. R. Wehner, Universität Zürich



Juris Druck + Verlag Zürich  
1979



# **Zum Verhalten des Kleinkantschils**

(*Tragulus javanicus* OSBECK 1765)

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der  
Philosophischen Doktorwürde  
vorgelegt der  
Philosophischen Fakultät II  
der Universität Zürich

von

NIKOLAUS PAUL ROBIN  
von Uznach (Kt. St. Gallen)

Begutachtet von den Herren  
Prof. Dr. H. Hediger, Universität Zürich,  
Prof. Dr. K. Immelmann, Universität Bielefeld,  
Prof. Dr. B. Tschanz, Universität Bern,  
Prof. Dr. F. Walther, Texas A&M University,  
Prof. Dr. R. Wehner, Universität Zürich



Juris Druck + Verlag Zürich  
1979

# Zum Verstand des Kleinwunders

(Tropische Gewässer, 1952)

Wissenschaftliche

der Tropen

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

1952

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften

Wissenschaften



ISBN 3 260 04727 1

## INHALTSVERZEICHNIS

|                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Einleitung                                                             | 5  |
| 2. Zur Taxonomie von Kleinkantschil und Grosskantschil                    | 7  |
| 3. Material                                                               | 8  |
| 4. Methode                                                                | 12 |
| 5. Aktivitätszeiten                                                       | 13 |
| 6. Sozialverhalten                                                        | 15 |
| 6.1. Optisches Erkennen eines sich nähernden Tieres als Artgenosse        | 15 |
| 6.2. Soziopositives Verhalten                                             | 17 |
| 6.2.1. Elemente des soziopositiven Verhaltens                             | 17 |
| 6.2.2. Soziopositives Verhalten in einer etablierten Kleinkantschilgruppe | 20 |
| 6.2.3. Untereinheiten der Nasen-Kopf-Kontakte                             | 25 |
| 6.3. Aggressives Verhalten                                                | 32 |
| 6.3.1. Morphologie und Funktion der Canini sup. von ♂♂                    | 32 |
| 6.3.2. Beschreibung und Funktion von Dermal- und knöchernem Rückenschild  | 36 |
| 6.3.2.1. Dermalschild                                                     | 36 |
| 6.3.2.2. Knöcherner Rückenschild                                          | 37 |
| 6.3.3. Elemente des aggressiven Verhaltens                                | 42 |
| 6.3.3.1. Haltungen im aggressiven Verhalten                               | 42 |
| 6.3.3.2. Aktionen im aggressiven Verhalten                                | 45 |
| 6.3.3.3. Reaktionen im aggressiven Verhalten                              | 59 |
| 6.3.4. Aggressive Interaktionen in einer etablierten Gruppe               | 63 |
| 6.4. Markierverhalten                                                     | 66 |
| 6.4.1. Anatomische Grundlagen                                             | 67 |
| 6.4.1.1. Die Interramaldrüse                                              | 68 |
| 6.4.1.2. Drüsen des Analpols                                              | 70 |
| 6.4.1.3. Die Präputialdrüse                                               | 73 |

|          |                                                                     |     |
|----------|---------------------------------------------------------------------|-----|
| 6.4.2.   | Elemente des Markierverhaltens                                      | 74  |
| 6.4.3.   | Markierstellen                                                      | 84  |
| 6.4.3.1. | Kot- und Harnstellen                                                | 84  |
| 6.4.3.2. | Mit der Interramaldrüse markierte<br>Stellen                        | 87  |
| 6.4.3.3. | Markierfrequenzen                                                   | 89  |
| 6.5.     | Sexualverhalten                                                     | 98  |
| 6.5.1.   | Elemente des Sexualverhaltens                                       | 100 |
| 6.5.2.   | Interramaldrüsenmarkieren am Partner in einer<br>etablierten Gruppe | 114 |
| 6.5.3.   | Ablauf des Sexualverhaltens                                         | 115 |
| 6.5.4.   | Dauer der Kopulationen                                              | 123 |
| 6.6.     | Akustisches Verhalten                                               | 126 |
| 6.7.     | Fortpflanzungsdaten                                                 | 129 |
| 6.8.     | Mutter-Kind-Verhalten                                               | 131 |
| 6.8.1.   | Elemente des Mutter-Kind-Verhaltens                                 | 133 |
| 6.8.2.   | Säugedauer                                                          | 142 |
| 7.       | Diskussion                                                          | 145 |
| 8.       | Zusammenfassung                                                     | 148 |
| 9.       | Literaturverzeichnis                                                | 151 |
| 10.      | Anhang                                                              | 158 |

## 1. EINLEITUNG

Die Familie der Traguliden gilt als primitivste der Ruminantia (COLBERT 1961; ROMER 1966; SIMPSON 1945; THENIUS 1969). Sie umfasst vier Arten (und nicht fünf, wie WILSON (1975) angibt), von denen die drei der Gattung *Tragulus* in Asien und die einzige Art der Gattung *Hyemoschus* in Afrika beheimatet sind. Tab. 1 gibt Auskunft über die systematische Stellung des Kleinkantschils innerhalb der Artiodactyla.

|              |                             |                     |
|--------------|-----------------------------|---------------------|
| Ordnung      | Artiodactyla                |                     |
| Unterordnung | Nonruminantia               |                     |
| Ueberfamilie | Suoidea                     |                     |
| Familie      | Suidae                      |                     |
|              | Tayassuidae                 |                     |
| Ueberfamilie | Anthracotherioidea          |                     |
| Familie      | Hippopotamidae              |                     |
| Unterordnung | Tylopoda                    |                     |
| Familie      | Camelidae                   |                     |
| Unterordnung | Ruminantia                  |                     |
| Teilordnung  | Tragulina                   |                     |
| Familie      | Tragulidae                  |                     |
| Art          | <i>Hyemoschus aquaticus</i> | Afrik. Hirschferkel |
|              | <i>Tragulus napu</i>        | Grosskantschil      |
|              | <i>Tragulus javanicus</i>   | Kleinkantschil      |
|              | <i>Tragulus meminna</i>     | Fleckenkantschil    |
| Teilordnung  | Pecora                      |                     |
| Familie      | Cervidae                    |                     |
|              | Giraffidae                  |                     |
|              | Antilocapridae              |                     |
|              | Bovidae                     |                     |

Tab. 1: Systematische Stellung des Kleinkantschils nach GRZIMEK (1973)

Die rezenten Traguliden werden phylogenetisch abgeleitet von den Dorcatherien aus dem Alt-Miozän Eurasiens (THENIUS 1969), welche jedoch nach Meinung dieses Autors als direkte Ahnenformen der rezenten Pecora nicht in Frage kommen. Die Vermischung konservativer (z. B. Bau des Gehirns, brachydonte, nicht typisch selenodonte Molaren, Fehlen von Tränengruben) mit progressiven Merkmalen (z. B. Fehlen der

Incisivi sup., Ausbildung verlängerter Canini sup. bei ♂♂ bei den rezenten Traguliden lässt THENIUS (1969) schliessen, dass sie sich frühzeitig vom Hauptstamm der Ruminantia abgezweigt haben.

THENIUS (1969) weist ausserdem darauf hin, dass auf Grund von Dornatherienfunden aus dem afrikanischen Miozän die Annahme bekräftigt wird, die Trennung der afrikanischen und asiatischen Traguliden sei bereits im Miozän erfolgt.

Der überwiegende Teil des Schrifttums über Traguliden wurde von Anatomen und Systematikern (CARLSSON 1926; BRINKMANN 1911; DOBRO-  
RUKA 1967; MILNE-EDWARDS 1864; POCKOCK 1919; SCHAFFER 1940; SCHMIDT 1918; VAN BEMMEL 1949 u.a.) verfasst. Hinweise auf Sexualverhalten, aggressives Verhalten und Jungenaufzucht von *Tragulus javanicus* sind Handlisten und Sammelwerken über die Faunen südostasiatischer Gebiete (HOOGERWERF 1970; MEDWAY 1966; 1969; SODY 1941), Arbeiten über Haltung und Zucht (CADIGAN 1972; CRANDALL 1964; DAKKUS 1932; DOCTERS VAN LEEUWEN 1921; TUBB 1966), sowie einigen populärwissenschaftlichen Artikeln (KIRCHSHOFER 1961; NIEUWENDIJK 1973; WHITTOW 1976) zu entnehmen. Ethologisch bearbeitet sind *Hymoschus* (DUBOST 1965, 1975) und *Tragulus napu* (DAVIS 1965; RALLS, BARASCH und MINKOWSKI 1975).

Seit 1972 verfügt der Zürcher Zoo über eine unterschiedlich grosse Zahl von Kleinkantschilen (Abb. 1). Dadurch bot sich die Möglichkeit, das nur fragmentarisch bekannte Verhalten dieses kleinsten Huftieres der Welt eingehender zu untersuchen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, ein möglichst vollständiges Ethogramm zu erarbeiten und bildlich zu dokumentieren und ausserdem Hinweise auf das Sozialverhalten und die Sozialstruktur zu formulieren.

Herrn Prof. Dr. H. Hediger möchte ich danken für die Ueberlassung des Themas, sein stetes Interesse am Gelingen der Arbeit und seine wertvollen Anregungen. Den Direktoren der Zoos Artis Amsterdam und Zürich, den Herren Dr. B.M. Lensink und Dr. P. Weilenmann und ihren Mitarbeitern gebührt Dank für die Studienmöglichkeiten in den von

ihnen geleiteten Anlagen sowie für ihr Vertrauen, das sie mir insbesondere während meiner Beobachtungen ausserhalb der offiziellen Besuchszeiten entgegengebracht haben. Die Betreuer der Kleinkantschile, die Herren K. Kellenberger, H. Oppliger und R. Tanner und ihre Stellvertreter halfen in vielfacher Hinsicht und lieferten zusätzliche Informationen. Herrn Dr. C.R. Schmidt danke ich für mannigfache Anregungen und ganz besonders für die grosszügige Ueberlassung aller von ihm selbst, vom Zoofotografen Herrn J. Klages und den Kantschilbetreuern gesammelten Daten. Herr Dr. F. Mettler, der meine anatomischen Interessen durch grossen Einsatz unterstützte, stellte histologische Drüsenpräparate her. Auf wertvolle Literatur wurde ich von Herrn Dr. K.A. Hünemann aufmerksam gemacht. Die Herren Dr. W. Bisig und Drs. W.J. van den Brink übersetzten holländische Publikationen. Zur Klärung der Taxonomie-Frage verhalfen mir Frau Dr. K. Ralls und Lord Medway. Herrn A. Stolba danke ich für methodische Hinweise. Herr F. Hegner kam mir in grosszügiger Weise entgegen in der Gestaltung der Arbeitszeit und ermöglichte auf diese Weise kontinuierliche Beobachtungen. In Diskussionen über mein Thema, mit technischer Assistenz bei Film- und Videoaufnahmen und mit der kritischen Durchsicht des Manuskriptes hat Herr Dr. R. Keller viel zum Gelingen der Arbeit beigetragen. Meiner Frau Béatrice, der ich für vielfältige Hilfeleistungen und vor allem für ihre Geduld danken möchte, sei diese Schrift gewidmet.

## 2. Zur Taxonomie von Kleinkantschil (*Tragulus javanicus* OSBECK 1765) und Grosskantschil (*Tragulus* napu F. CUVIER 1828)

Beim Studium der Arbeiten von BRINKMANN (1911), POCOCK (1919) und SCHAFFER (1940) fiel mir auf, dass Beschreibungen und Abbildungen einzelner Organe, die *Tragulus javanicus* zugeordnet waren, mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmten. Auf der Suche nach Erklärungen für diesen Sachverhalt stiess ich auf eine Publikation von VAN BEMMEL (1949), deren Besprechung den folgenden Kapiteln vorangestellt sei:

OSBECK (1757) veröffentlichte als Erster eine Beschreibung von Kantschilen, die er mit dem Artnamen *Cervus javanicus* versah. Die beschriebenen Tiere stammten aus dem heutigen Udjung Kulon Schutzgebiet in Westjava. Die Arbeit wurde von GEORGI im Jahr 1765 aus dem Lateinischen ins Deutsche übersetzt. Neben anderen Merkmalen erwähnte OSBECK (1757), dass bei einem grossen ♂ die Canini sup. gleich lang waren wie die Incisivi inf. (S. 29). Diese Feststellung veranlasste STONE und REHN (1902) zur Annahme, OSBECK habe kein ♂ des Kleinkantschils, sondern ein ♀ des Grosskantschils vor sich gehabt. Da RAFFLES (1821) einen Kleinkantschil aus Java unter dem Artnamen *Moschus kanchil* beschrieben hatte, schlossen STONE und

REHN (1902), dass auf Java beide Kantschilarten sympatrisch vorkamen. Deshalb galten in der Folge diese Artbezeichnungen:

Grosskantschil: *Tragulus javanicus* OSBECK 1765

Kleinkantschil: *Tragulus kanchil* RAFFLES 1821

VAN BEMMEL (1949) widerlegte die Annahme von STONE und REHN (1902), indem er festhielt, dass Grosskantschile auf Java nie beobachtet worden waren und dass in keiner Sammlung ein Grosskantschil aus Java aufzufinden war.

VAN BEMMEL (1949) schlug in der Folge vor, die Originalbeschreibung von OSBECK (1757) bzw. deren Uebersetzung von GEORGI aus dem Jahr 1765 als gültig zu akzeptieren, was Namensänderungen für beide Kantschilarten unumgänglich machte. Den bis dahin für den Grosskantschil gebräuchlichen Namen erhielt der

Kleinkantschil: *Tragulus javanicus* OSBECK 1765 (= *Moschus kanchil* RAFFLES 1821 = *Tragulus kanchil* RAFFLES 1821).

Nach Meinung von VAN BEMMEL (1949) entsprach die von F. CUVIER als *Tragulus napu* beschriebene Form dem Grosskantschil, für den er folgenden Namen vorsah:

Grosskantschil: *Tragulus napu* F. CUVIER 1811 (= *Tragulus javanicus* auct. nec OSBECK)

CARLSSON (1926) und POCKOCK (1919) verwendeten für den Grosskantschil den Artnamen *T. stanleyanus* OGILBY 1840, der von CHASEN (1940) eliminiert wurde mit der Begründung, es handle sich um eine Unterart von *T. napu*.

Ungeklärt ist die Artzugehörigkeit der Inselform von Tioman. Während CHASEN (1940) und MEDWAY (1966, 1969) die Ansicht vertraten, sie sei dem Grosskantschil zuzuordnen, meint HILL (1960), sie zähle zu den Kleinkantschilen. Die seit 1961 im Bronx Zoo, New York, lebenden Kantschile wurden von CRANDALL (1964) als *T. javanicus* bestimmt. DAVIS (1965) übernahm diese Zuordnung und korrigierte sich 1967, die ausgestellten Kantschile seien der Art *T. napu* zugehörig. Abschliessend sei erwähnt, dass nach CRANDALL (1964) von *T. javanicus* und *T. napu* mehr als 50 Unterarten beschrieben worden sind.

### 3. Material

Abb. 1 zeigt den Kantschilbestand im Zürcher Zoo von Juli 1972 bis Dezember 1977. Eingetragen sind Aufenthalts- (bei gekauften Tieren) oder Lebensdauer (bei im Zoo geborenen Kantschilen) sowie die verwandtschaftlichen Beziehungen.

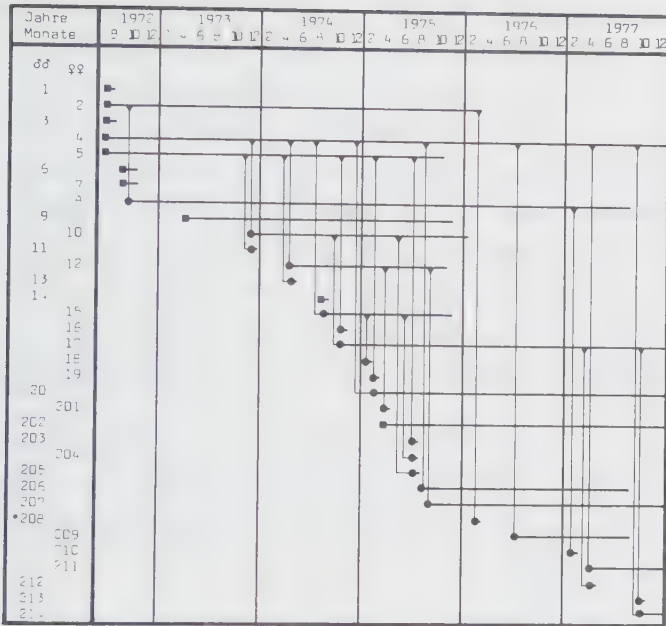


Abb. 1: Kantschilbestand im Zürcher Zoo von Juli 1972 bis Dezember 1977  
 ■ adult oder subadult gekauft, ● in Zürich geboren, ▶ verbindet Muttertiere und deren Nachwuchs, — Aufenthalts- oder Lebensdauer der Tiere, \* 208 wurde nicht sexet.

Tab. 2: Zusammensetzung der am intensivsten beobachteten Gruppen und Dauer der Formationen (\* von ♀ 4 geboren).

| Bestand der Gruppe von | bis      | Zusammensetzung           |
|------------------------|----------|---------------------------|
| 07.11.75               | 13.07.76 | ♂ 202, ♀ 4, ♀ 17          |
| 13.07.76               | 08.10.76 | ♂ 202, ♀ 4, ♀ 17, ♀ 209*  |
| 08.10.76               | 02.04.77 | ♂ 202, ♀ 4, ♀ 209         |
| 02.04.77               | 12.09.77 | ♂ 202, ♀ 4, ♀ 209, ♀ 211* |
| 12.09.77               | 07.10.77 | ♂ 202, ♀ 4, ♀ 211         |
| 11.06.75               | 04.03.76 | ♂ 20, ♀ 2, ♀ 8            |
| 04.03.76               | 07.10.76 | ♂ 20, ♀ 8                 |
| 08.10.76               | 30.10.77 | ♂ 20, ♀ 17                |

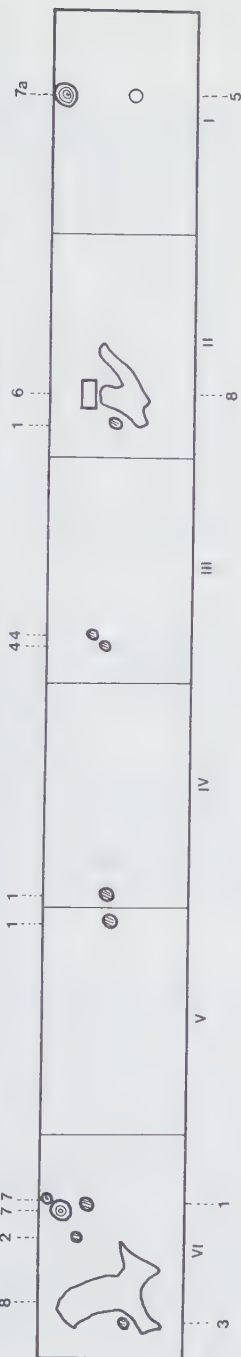
Während meiner Beobachtungszeit von Dezember 1974 bis Dezember 1977 standen mir im Zoo Zürich insgesamt 6 ♂♂ und 10 ♀♀ zur Verfügung. Im Laufe der einleitenden qualitativen Phase (1975) starben 3 adulte ♀♀ und ein adultes ♂. Gleich zu Beginn der quantitativen Phase (1976 und 1977) gingen 2 weitere adulte ♀♀ ein, sodass zur intensiven Beobachtung 5 ♂♂ und 5 ♀♀ vorhanden waren. Davon sind 2 ♀♀ und ein ♂ im Zoo Zürich geboren und von ihren Müttern aufgezogen worden. Ein neugeborenes ♂, das die Mutter nicht säugte, nahm ich nach Hause, um es von Hand aufzuziehen. Das Tier starb am 3. Tag. Am häufigsten beobachtete ich die in Tab. 2 angeführten Gruppen.

Im Sommer 1975 nahm ich die Gelegenheit wahr, im Amsterdamer Zoo Artis während 14 Tagen eine Kleinkantschilgruppe von 10 Tieren zu studieren, um das Ethogramm zu vervollständigen und erste Bilddokumente zu erarbeiten.

Die Kleinkantschile im Zürcher Zoo sind in 3 verschiedenen Käfigen untergebracht. Käfig KK befindet sich im Ueberwinterungsstall der Riesenschildkröten. Nach Angaben des Institute for Medical Research in Kuala Lumpur, Malaysia, das den Kantschilbestand im Zoo Zürich begründet hatte, wurden 5 Boxen von 0.8 x 1 x 0.8 m hergestellt, die, aneinander gereiht, durch Hochziehen von Schiebern eine Maximalfläche von 4 qm ergeben. Dieser Käfig enthält ausser Futter- und Wassergefässen keine weiteren Requisiten. Der anfänglich mit Hobelspänen bestreute Holzboden wurde später mit einer Gummimatte belegt, um ein Ausgleiten der Tiere zu verhindern. Die Frontseite jeder Boxe ist mit 2 Oeffnungen versehen, von denen die untere mit einer Plexiglasscheibe und die obere mit Fliegengitter bedeckt ist. Die übrigen Käfige sind in Abb. 2A und 2B dargestellt.

Meine Beobachtungen erfolgten vom Besucherraum des Elefantenhauses aus (Abb. 2A und 2B).

GEHEGE EH-LINKS: 1 *Allocasia uninci*, 2 *Ficus spec.*, 3 *Dracaena spec.*, 4 *Aechmea fasciata*, 5 Wassergefäß, 6 Futtergefäß, 7 Schlafbäume und 7a Futterbaum der Flughunde, 8 Wurzeln, 1-VI Beobachtungseinheiten im Gehege, Dimensionen 15 x 1,6m



GEHEGE EH-RECHTS: 1 *Ficus benjamini*, 2 *Driefenbachia picta*, 3 Wassergefäß, 4 tote Bäume, 5 Wurzel, 6 Boxe, Dimensionen 2,3 x 1,6 m

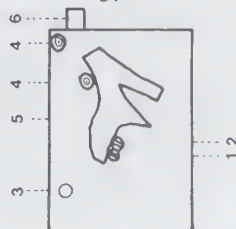


Abb. 2A (oben) und 2B: Kantschilkäfige im Elefantenhaus des Zoos Zürich. In beiden Abbildungen befindet sich der Besucherraum unten.

#### 4. METHODE

Die Untersuchung begann im Dezember 1974. Sämtliche Verhaltenselemente und ihre Varianten wurden definiert, beschrieben und teilweise zeichnerisch festgehalten. Während meiner Beobachtungen im Amsterdamer Zoo Artis im Sommer 1975 und von Oktober 1976 an im Zürcher Zoo, nach Umsetzen einer erfolgreichen Zuchtgruppe ins Gehege EH-links (Abb. 2A), konnte eine grosse Zahl von Verhaltensweisen fotografisch und im Film festgehalten werden. Die Wahl des Ethogramm-Niveaus traf ich, auf der Basis von Haltungen und Bewegungsmustern nach der 1. Methode von HINDE (1966), nach subjektiven Kriterien. Die Definitionen aller im Text verwendeten Verhaltenselemente stehen im Anhang (S. 157). Im Sommer 1975 registrierte ich die Aktivitätszeiten, was in der Folge eine gezielte Wahl der Beobachtungszeiten ermöglichte.

Die individuelle Unterscheidbarkeit der Tiere im Zürcher Zoo war durch Kerbung der Ohren gewährleistet. Sie wurde ausserdem gestützt durch individuelle Unterschiede in der Ohrbehaarung, der Weisszeichnung auf Hals und Brust, der Länge der Canini sup. bei ♂♂ und der Körperhaltung bei ♀♀. Im Amsterdamer Zoo konnten, als Folge der kurzen Beobachtungszeit, die Einzeltiere mit Ausnahme dreier Individuen (♂, Jungtier und ein ♀, das während meiner Beobachtungszeit starb) nicht auseinander gehalten werden.

Die Protokolle wurden entweder auf Tonband (Uher 4000 Report-L, Uher Stereo Report 4200, Philips Cassetten Recorder 2205) gesprochen und anschliessend abgeschrieben oder auf vorbereitete Blätter eingetragen. Ein alle 60 Sekunden summender Timer ergab exakte zeitliche Intervalle. Als Dokumentationshilfsmittel dienten eine Kleinbildkamera Leica-flex SL mit Macro-Elmarit, 1:2.8/60 mm, eine Filmkamera Bolex RH 16 mit Zoomobjektiv f=12-68 mm und eine Videoausrüstung, bestehend aus Sony Videocamera AVC 3250 mit Objektiv f=6 mm und Zoomobjektiv f=12.5-75 mm, Videorecorder AV 3620 CE und Videomonitor PVM-200

CE. Film- und Videoaufnahmen waren bei der Aufschlüsselung schneller Verhaltensweisen von grossem Nutzen.

Zur quantitativen Auswertung fanden mindestens 1-stündige Protokolle Verwendung; daneben verarbeitete ich eine grosse Zahl von Kurzbeobachtungen zur qualitativen Beschreibung des Verhaltens.

## 5. AKTIVITAETSZEITEN

In mehreren Beobachtungen von 14 bis 16 Stunden und zwei 24-Stundenprotokollen registrierte ich in 10-Minuten Intervallen die Aktivität und Inaktivität einer Kantschilgruppe (♂ 20, ♀ 2 und ♀ 8). Inaktivität umfasst die Elemente Stehen-Ruhen (stru) und Hocken (ho) während mehr als 5 Minuten, Liegen-Ruhen (liru), Liegen-Wiederkäuen (liwk), Stehen-Wiederkäuen (stwk), Schlafen (sl) und Elemente des Komfortverhaltens, die im Liegen (li) ausgeführt werden. Alle übrigen Elemente zählen zur Aktivität. Abb. 3 zeigt als Beispiel die 24-Stunden Beobachtung vom 11. und 12.08.1975.

Aktivitäts- und Inaktivitätsphasen folgen sich ohne ersichtliche Regel. Als Tendenz, die durch die übrigen länger dauernden Beobachtungen bestätigt wird, kann der Abb. 3 entnommen werden, dass lange Aktivitätszeiten zwischen 12.00 und 14.00, 16.00 und 21.00 und 07.00 und 09.00 auftreten.

In Uebereinstimmung mit HOOGERWERF's (1970) zahlreichen Kleinkantschilbeobachtungen im Freiland während der Hellphase geht aus Abb. 3 hervor, dass *T. javanicus* sowohl tag- wie nachtaktiv ist. Das gleiche Ergebnis teilen DAVIS (1965) und RALLS et al. (1975) für *T. napu* in Gefangenschaft mit. DUBOST's Meinung, die dämmerungs- und nachtaktive Lebensweise sei ein Familienmerkmal der Traguliden, trifft nicht zu. Vielmehr zeigt sich, dass jene Vertreter, die am ganzen Körper gefleckt und gebändert sind und als primitiver gelten (CARLSSON 1926; DUBOST 1975; PORTMANN 1965), *T. meminna* und *H. aquaticus*,

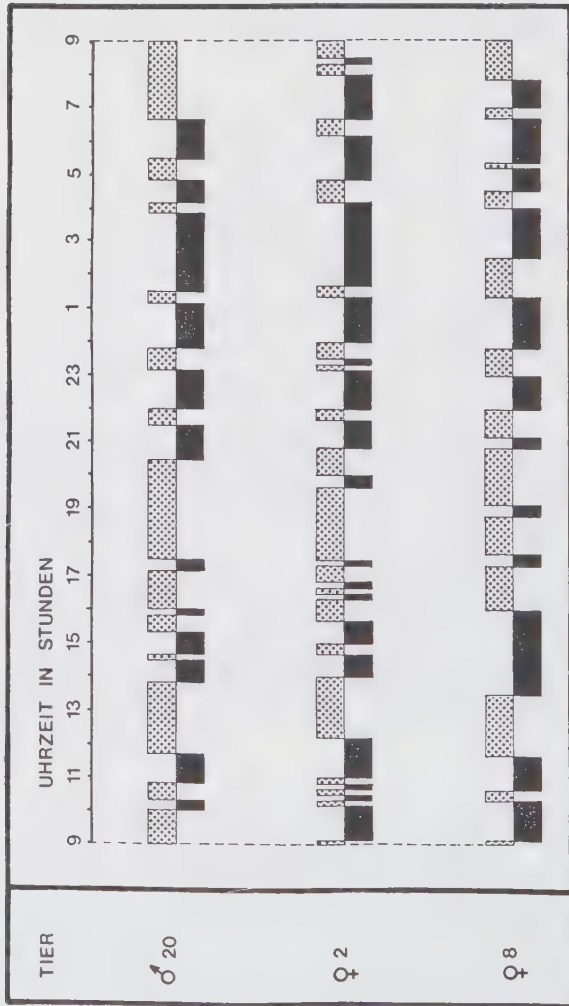


Abb. 3: 24-Stundenaktivität einer Kleinkantschilgruppe von 09.00 des 11. bis 09.00 des 12.08.1975:  
Beispiele polyphasischer Aktivität.  
■ Inaktivität    ▨ Aktivität

nokturn leben (DUBOST 1975; EISENBERG und LOCKHART 1972; KIRCHSHOFER 1961), während *T. javanicus* und *T. napu*, deren Weisszeichnung auf Hals, Brust und Analpol reduziert ist, sowohl nokturn wie diurn aktiv sind (DAVIS 1965; EISENBERG und MCKAY 1974; RALLS et al. 1975).

## 6. SOZIALVERHALTEN

Zum Sozialverhalten zählen alle jene Elemente, die direkt oder indirekt an Artgenossen gerichtet werden. Es handelt sich dabei um Verhaltensweisen der folgenden Funktionskreise: Soziopositives, aggressives, Markier-, Sexual-, akustisches und Mutter-Kind-Verhalten.

Elemente der nichtsozialen Funktionskreise Nahrungserwerb, Lokomotion, Ruhen und Schlafen werden an anderer Stelle behandelt (ROBIN, in Vorbereitung).

### 6.1. Optisches Erkennen eines sich nähernden Tieres als Artgenosse

Nach HOOGERWERF's (1970) Angaben aus dem Udjung Kulon Park in Westjava werden Kleinkantschile meist einzeln, selten zu zweit beobachtet. Sie gelten, wie die übrigen Traguliden, die alle gleiche oder analoge Biotope bewohnen, als solitär lebend (DUBOST 1975; EISENBERG und LOCKHART 1972; HOOGERWERF 1970). Im Freiland begegnen sich Individuen solitärer Arten selten. Im Zoo dagegen bewohnen die Tiere, wie in den Käfigen KK und EH-rechts, einen eng begrenzten Raum, sehen und riechen sich täglich während vieler Stunden und finden sich regelmässig an den gleichen Futter- und Wasserstellen ein. Es ist anzunehmen, dass jedes Individuum die Gruppenmitglieder kennt und ohne besondere Verhaltensweise erkennt.

Im Käfig EH-links, der 15 m lang ist und, was die möglichen Distanzen zwischen zwei Tieren betrifft, dem Freiland am ehesten gleicht, konnte ein Element beobachtet werden, das in den beiden anderen Käfigen nicht auftrat, das optische Erkennen eines sich nähernden Tieres als Artgenosse.

#### OPTISCHES ERKENNEN EINES SICH NAEHERNDEN TIERES ALS ART-GENOSSE (oe):

Beschreibung: Ein Kleinkantschil unterbricht seine laufende Tätigkeit, hebt Vorderkörper und Hals an und richtet Kopf und Ohren gegen einen sich nähernden Partner. Häufig klappt der Aktor dabei mit dem Schwanz auf und ab (sk) und hebt gleichzeitig eine Vorder- oder Hinterextremität an (vst, Vorstehen). Nach kurzem Verharren in dieser Haltung fährt das sichernde Tier mit der unterbrochenen Tätigkeit weiter.

Bemerkungen: Meist tritt dieses Element in der folgenden Situation auf: Tier A bewegt sich langsam aus der Deckung heraus (Beobachtungseinheit VI im Käfig EH-links) und geht, am Boden riechend (rig), in Richtung eines Kantschils B. A unterbricht das Riechen (rig) und hebt Hals und Kopf bis zur Normalhaltung an. Dadurch wird die Weiss-Braun-Musterung an Hals und Brust sichtbar. Tier B sichert sofort gegen A und fährt nach kurzem Verharren mit der bis dahin ausgeführten Tätigkeit fort. Zwischen Adulten dauert dieses Element Sekundenbruchteile bis 2 Sekunden, während Jungtiere im ersten Lebensmonat bis zu 30 Sekunden sichern können.

Das plötzliche Aufblinken der Weiss-Braun-Musterung ist wahrscheinlich der Auslöser für das Sichern gegen den Partner. Diese kontrastreiche Zeichnung kann als optisches Signal interpretiert werden, das, bezogen auf dichten Unterwuchs im Freiland, als Arterkennungsmerkmal dient. Jungtiere lernen offenbar den Informationsgehalt dieser Zeichnung gegen Ende des ersten Lebensmonats.

Die nicht-soziale Variante dieses Verhaltens, das Ausrichten des Kopfes gegen Störungen oder Gegenstände (sig), unterscheidet sich in der

Dauer (bis 5 Min.), durch das Spiel der Ohren und das häufige Senken und wieder Anheben des Kopfes.

## 6.2. Soziopositives Verhalten

Kleinkantschile können den Distanztypen (HEDIGER 1942) zugeordnet werden, da sie bei einer Kontaktnahme mit Artgenossen direkte Körperberührung weitgehend vermeiden. Falls solche Körperkontakte auftreten, werden sie in ihrer Dauer sehr kurz gehalten und beschränken sich im Wesentlichen auf bestimmte Körperzonen (Abb. 4). Davon ausgenommen sind das Sexual- und Mutter-Kind-Verhalten.

Im soziopositiven Verhalten überwiegen Elemente, die eine olfaktorische Kontaktnahme ermöglichen. Als Mittel zur geruchlichen Fühlungsnahme mit Artgenossen wird, neben dem Riechen an deponierten Geruchsstoffen (Markierverhalten S. 66), das Riechen am Partner eingesetzt, das als Ausrichten des Rhinariums gegen irgend eine Körperstelle des Bezugstieres definiert werden kann. Die olfaktorischen Kontakte richten sich zumeist gegen die in Abb. 4 dargestellten Zonen.

### 6.2.1. Elemente des soziopositiven Verhaltens

#### NASEN-KOPF-KONTAKT (nk)

**Beschreibung:** Der Rezeptor steht oder liegt. Der Akteur nähert sich dem Bezugstier von vorn, der Seite oder von hinten, bleibt unterschiedlich weit von ihm stehen, streckt das Rhinarium in Richtung des Kopfes und verharret mindestens 1 Sekunde in dieser Haltung. Die Nasenöffnungen schliessen und öffnen sich sehr schnell. Die Ohrstellungen sind wechselnd. Häufig zuckt der Akteur mit dem Kopf leicht auf und ab.

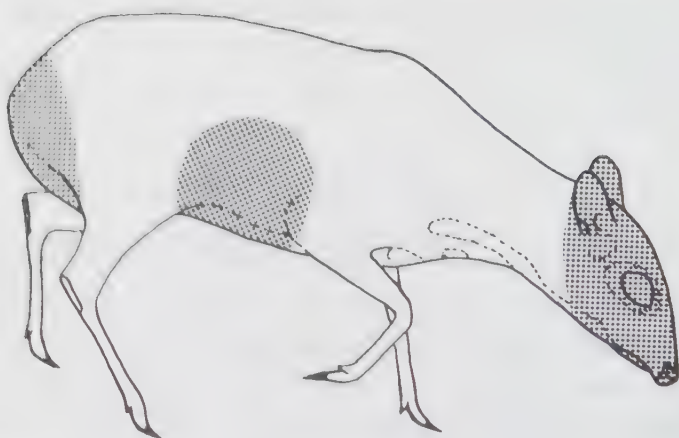


Abb. 4: Die olfaktorischen Kontaktnahmen richten sich überwiegend gegen die drei punktierten Zonen: Kopf-, Inguinal- und Flanken-, Analpartie.

Bemerkungen: Dieses Element, das S. 25 in Untereinheiten aufgliedert wird, dient wahrscheinlich der Abklärung der olfaktorischen Identität. Es tritt ausserdem im Futtererwerbsverhalten und im Sexualverhalten auf (vgl. S. 115).

#### NASO-ANAL-KONTAKT (na): Abb. 5

Beschreibung: Nähert sich der Akteur von hinten, senkt er den Kopf und streckt sein Rhinarium gegen das Analfeld des Rezeptors. Erfolgt die Kontaktnahme von der Seite, dreht der Akteur den Kopf etwas um die Längsachse. Die Mindestdauer beträgt 1 Sekunde. Die Ohren sind angelegt. Der Rezeptor steht oder liegt. Berührt der Akteur die Schwanzwurzel des Bezugstieres, klappt dieses häufig mit dem Schwanz mindestens einmal auf und ab (sk) und trifft dadurch das Rhinarium des Akteurs, der darauf mit dem Kopf zurückzuckt und dann das Rhinarium leckt (rl). Der schwanzklappende Partner (sk) entfernt sich daraufhin in der Regel.

Bemerkungen: Naso-anal-Kontakte (na) ermöglichen es wahrscheinlich dem Aktor, sich zu orientieren über das Geschlecht, die Identität und den fortpflanzungsphysiologischen Status von ♀♀.

Gegenüber Jungtieren wirkt ein Naso-anal-Kontakt mit Berührung als Schlüsselreiz (sign stimulus, RUSSELL 1943), die Hinterextremitäten zu strecken und den Schwanz hochzuklappen (S. 140).

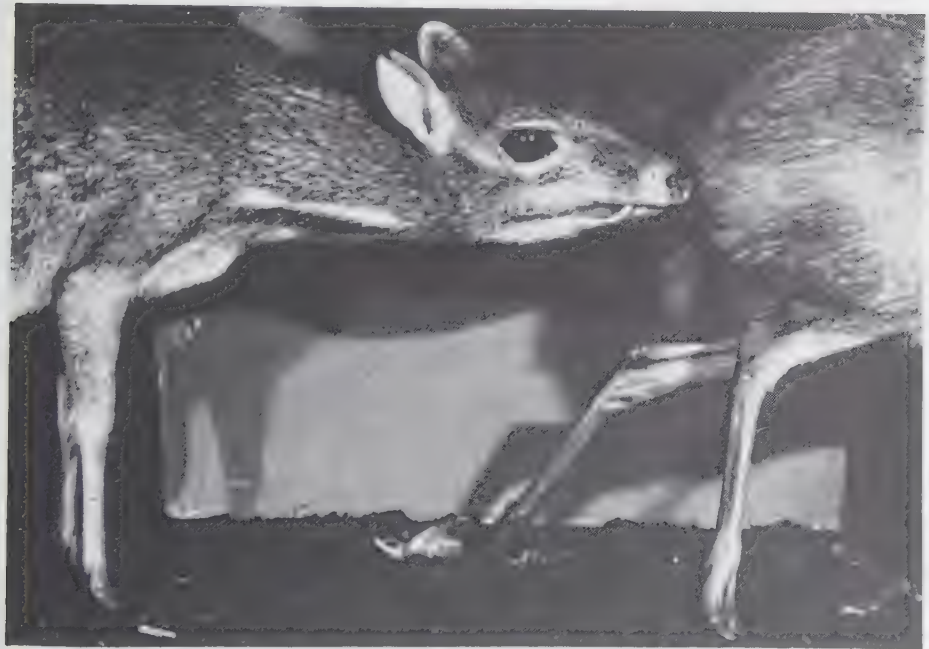


Abb. 5: ♂ 20 riecht ♀ 17 am Ano-Genitalpol (na). Das Weibchen dreht den Schwanz ein wenig zur Seite. Das Bild stammt aus einem Ablauf im Sexualverhalten.

#### NASO-INGUINAL-KONTAKT (ni)

Beschreibung: Ein Kleinkantschil beriecht und/oder berührt mit Rhinarium oder Nasenrücken die Inguinalzone oder die Flanke eines Partners. Ausgenommen beim Element Hochmachen (hm; WALTHER

1968, S. 53) steht der Rezeptor. Die Annäherung erfolgt von der Seite, selten von vorn oder hinten. Die Ohren des Aktors sind zurückgelegt.

Bemerkungen: Dieses Element tritt in unterschiedlichen Situationen auf:

Im Mutter-Kind-Verhalten fordert das Jungtier die Mutter durch Berührung der Inguinalzone zum Säugen auf. Im gleichen Funktionskreis geht ein Naso-inguiinal-Kontakt der Mutter dem Harntrinken (hatj) am männlichen Jungtier voraus.

Im Sexualverhalten äussert das ♂ dieses Element als Infantilismus (S. 110) gegenüber dem ♀. Ist das ♀ der Aktor, hat ein Naso-inguiinal-Kontakt die Funktion einer Geschlechtskontrolle und geht dem Harntrinken am adulten ♂ obligatorisch voraus (S. 110). Zwischen zwei ♀♀ beobachtete ich diese Verhaltensweise vor allem vom nicht-züchtenden am züchtenden ♀.

#### 6.2.2. Soziopositives Verhalten in einer etablierten Kleinkantschilgruppe

Als erstes stellte sich die Frage, wie die olfaktorischen Kontaktnahmen innerhalb einer Gruppe von Kleinkantschilen verteilt werden, wer also wen am Kopf, am Analpol und der Inguinalzone beriecht und von wem die Gruppenmitglieder an diesen Bereichen geruchlich kontrolliert werden.

Zur Klärung dieser Frage fasste ich 231 Beobachtungsstunden an einer *T. javanicus*-Gruppe im Käfig KK zusammen, die aus den folgenden Tieren bestand:

♂ 202, adult, Vater von ♀ 209 juv.

♀ 4, adult, hat regelmässig Junge, Mutter von ♀ 209 juv.

♀ 17, adult, hatte noch nie Nachwuchs

♀ 209, juvenil, Tochter von ♂ 202 und ♀ 4

Zur Darstellung der Kontaktverteilung auf die Mitglieder dieser Gruppe verwende ich Soziogramme (KUMMER 1957), für die nachfolgend die

Abbildungsregeln angeführt werden: Die ausgefüllten Kreise stellen Akteure, die leeren Rezeptoren dar. Die Dicke der Linien entspricht der Anzahl Kontakte zwischen den beiden jeweiligen Partnern. Gestrichelte Linien zeigen Kontakte, die in so geringer Zahl auftraten, dass sie massstäblich nicht mit ausgezogenen Linien zu zeichnen waren.

Aufgrund der Abb. 6 lassen sich für die Nasen-Kopf-Kontakte (nk) die folgenden Hinweise formulieren.

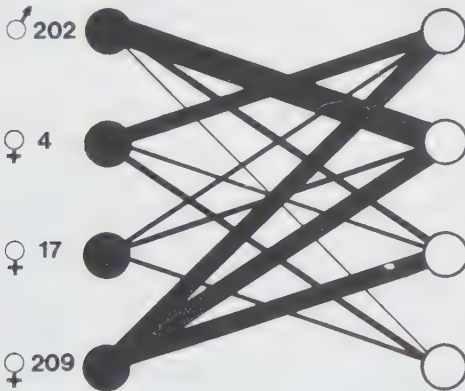


Abb. 6: Soziogramm für das Element "Nasen-Kopf-Kontakt (nk)".  
n = 1120

♂ 202 zeigt nk häufig und vorwiegend an ♀ 4. ♀ 4 äussert nk weniger zahlreich und bevorzugt ♂ 202 als Rezeptor. ♀ 17 riecht selten am Kopf der übrigen Gruppenmitglieder und zeigt keine Präferenzen. Das Jungtier ♀ 209 bevorzugt keinen der Partner bei seinen sehr zahlreichen Nasen-Kopf-Kontakten.

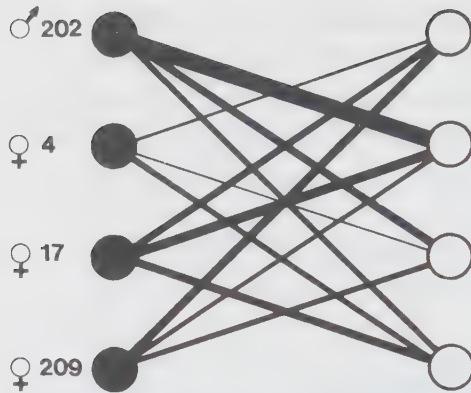


Abb. 7: Soziogramm für das Element "Naso-anal-Kontakt (na)".  
n = 742

Bei seinen häufigen Naso-anal-Kontakten bevorzugt ♂ 202, allerdings weniger ausgeprägt als beim Element nk, ♀ 4 als Empfänger, das seine seltenen geruchlichen Kontrollen überwiegend an das Jungtier ♀ 209 richtet. ♀ 17 beriecht das Analfeld der Partner relativ häufig und nimmt mit allen in etwa gleichen Häufigkeiten Kontakt auf. Das Jungtier ♀ 209 zeigt das Element na gegenüber allen Gruppenmitgliedern, am zahlreichsten an ♂ 202.

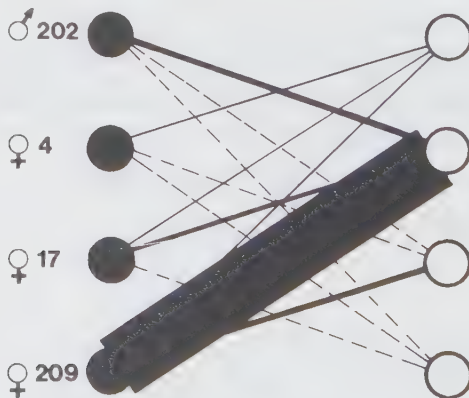


Abb. 8: Soziogramm für das Element "Naso-Inguinal-Kontakt (ni)".  
n = 746

Sieht man von den erwarteten, sehr zahlreichen Naso-ingui-nal-Kontakten des Jungtieres ♀ 209 an seiner Mutter ♀ 4 ab, ist zu erkennen, dass ♂ 202 und ♀ 17 das Element ni in etwa gleicher Häufigkeit am züchten-den ♀ 4 zeigen. Das Jungtier ♀ 209 riecht, ausser an seiner Mutter ♀ 4, recht häufig an der Inguinalzone von ♀ 17. Die Präputialzone von ♂ 202 wird von allen Gruppenmitgliedern selten geruchlich kontrolliert.

Die Häufigkeit von olfaktorischen Kontakten bei *T. javanicus* wird beeinflusst von zwei Parametern, die ich mit Attraktivität und Duldung der Kontakte umschreiben möchte.

#### a) Attraktivität

In den Abb. 6, 7 und 8 fällt auf, dass ♂ 202 seine geruchlichen Kontakte insbesondere gegen ♀ 4 richtet. Da dieses Tier sexuell aktiv und regelmässig reproduzierend ist, kann auf eine hohe Attraktivität für ♂ 202 geschlossen werden. ♀ 17 dagegen ist nicht reproduzierend und wird von ♂ 202 wesentlich weniger berochen.

Das Jungtier ♀ 209 riecht bei allen Mitgliedern der Gruppe häufig und in etwa gleicher Verteilung an der Kopfzone (S. 21), während es erwartungsgemäss die Inguinalregion seiner Mutter am zahlreichsten geruchlich kontrolliert.

Ist der Partner wenig attraktiv, wie das Jungtier für ♂ 202 oder ♀ 17 für ♀ 4, ist die Häufigkeit geruchlicher Kontakte gering.

#### b) Duldung der Kontakte

Ist ein Rezeptor besonders anziehend, kann er die geruchlichen Kontakte eines Aktors verhindern und dadurch die Häufigkeit olfaktorischer Fühlungsnahmen negativ beeinflussen.

In der nachfolgenden Tab. 3 werden die Elemente nk, na und ni der ♀♀ 4 und 17 an ♂ 202 verglichen. Erwartet wird eine gleiche Verteilung, da anzunehmen ist, dass zwei adulte ♀♀ vom ♂ in gleichem Mass angezogen werden. Aus Tab. 3 ist ersichtlich, dass die beobachtete Verteilung

lung wesentlich von der erwarteten abweicht. Ursache dafür ist das Verhalten von ♂ 202, das Nasen-Kopf-Kontakte (nk) von ♀ 4 duldet, während ♂ 202 entsprechende Kontrollen von ♀ 17 häufig verhindert.

♀ 17 weicht als Folge davon vermehrt auf Naso-anal-Kontakte aus, die der Duldung durch ♂ 202 nicht unterliegen.

Das unterschiedliche Verhalten des ♂ 202 gegenüber den ♀♀ 4 und 17 muss in den letzteren selbst begründet sein.

Die für mich ersichtlichen Unterschiede zwischen den beiden ♀♀ sind ihr Alter (♀ 4: 5 Jahre; ♀ 17: 2 Jahre) und, wie bereits oben erwähnt, ihr Reproduktionserfolg (♀ 4: 6 Jungtiere geboren und aufgezogen; ♀ 17: bis dahin ohne Nachwuchs).

Tab. 3: Verteilung der Elemente Nasen-Kopf- (nk), Naso-anal- (na) und Naso-inguinal- (ni) Kontakte, die von den ♀♀ 4 und 17 als Aktoren an ♂ 202 als Rezeptor gerichtet sind.

| Aktoren                                      | Elemente |    |    |
|----------------------------------------------|----------|----|----|
|                                              | nk       | na | ni |
| ♀ 4                                          | 149      | 24 | 18 |
| ♀ 17                                         | 40       | 59 | 12 |
| $X^2 = 62.14; \quad df = 2; \quad p < 0.001$ |          |    |    |

Daraus liesse sich die Hypothese formulieren, dass die Duldung olfaktorischer Kopf-Kontakte durch ein ♂ vom Alter und/oder von der Fertilität der weiblichen Aktoren abhängig sei.

Die Ueberprüfung dieser Hypothese ist mit wertvollen und seltenen Tieren im Zoo nicht möglich. Experimente liessen sich am einfachsten mit gefangenen Tieren im Ursprungsgebiet durchführen, wie dies DUBOST (1975), allerdings mit anderer Fragestellung, mit *H. aquaticus* getan hat. Bestände die Möglichkeit, solche Versuche anzustellen, würde ich nach folgendem Plan vorgehen:

Verschiedene einzeln gehaltene ♂♂ sollten vergesellschaftet werden mit zwei oder mehreren ♀♀, die die unten stehenden Bedingungen erfüllen müssten:

- gleiches Alter, gleicher Reproduktionserfolg
- gleiches Alter, ungleicher Reproduktionserfolg
- ungleiches Alter, gleicher Reproduktionserfolg
- ungleiches Alter, ungleicher Reproduktionserfolg

Aufgrund dieser Experimente, während denen die sozialen Kontakte quantitativ zu erfassen wären, sollte es möglich sein, Annahme oder Verwerfung obiger Hypothese zu erarbeiten. Allerdings würden solche Versuche viel Zeit und eine grosse Zahl von Tieren erfordern.

### 6.2.3. Untereinheiten der Nasen-Kopf-Kontakte

Ist die Distanz zwischen Akteur und Rezeptor während Nasen-Kopf-Kontakten (nk) gering (max. 5 cm), kann die Zielrichtung des Rhinariums wesentlich exakter angegeben werden. Drei verschiedene Zonen sind unterscheidbar: Das Rhinarium des Rezeptors, dessen Ohren und die Kopfseiten.

#### NASO-NASAL-KONTAKT (nkn): Abb. 9A

Beschreibung: Nach Annäherung von vorn oder von der Seite richtet der Akteur sein Rhinarium gegen jenes eines Bezugstieres. Die dabei eingenommenen Haltungen der Partner variieren. Die Ohren sind meist zurückgelegt (og).

Bemerkungen: Dieses Element scheint, neben der ohne Zweifel stattfindenden Abklärung der olfaktorischen Identität des Rezeptors, der Begrüssung zu dienen. Es tritt häufig bei Beginn einer Aktivitätsperiode auf. Die Verteilung dieser Verhaltensweise in der bereits bekannten Kantschilgruppe geht aus Abb. 10 hervor.

#### NASEN-KOPFSEITEN-KONTAKT (nks): Abb. 9B

Beschreibung: Der Rezeptor wird meist von der Seite, selten von



A



B



C

Abb. 9: Untereinheiten der Nasen-Kopf-Kontakte (nk)

- A: Naso-nasal-Kontakt (nkn) mit ♂ 202 als Akteur und ♀ 4, das eben aufgestanden ist (as), als Rezeptor.
- B: ♂ 202 riecht an der Kopfseite von ♀ 4 (nks).
- C: ♀ 4 richtet sein Rhinarium gegen das Ohr von ♂ 202 (nko)

vorn oder hinten, aufgesucht. Der Akteur richtet sein Rhinarium gegen ein Auge oder einen Mundwinkel des Bezugstieres. Die Haltungen beider Partner, deren Ohren meist zurückgelegt sind, unterliegen keiner Regel.

Bemerkungen: Nasen-Kopfseiten-Kontakte (nks) treten in zwei verschiedenen Situationen auf:

#### a) Im Futtererwerbsverhalten

Während ein Kleinkantschil frisst, nähert sich ein Partner von der Seite und beriecht ein aus dem Maul ragendes Futterstück oder die beim Kauen sich öffnende und schliessende Buccalöffnung. Häufig nickt der Akteur dabei mit dem Kopf ein wenig auf und ab (kn).

In diesem Zusammenhang ausgeführt, verschafft sich der Akteur offenbar Informationen über die Qualität des Futters, das der Rezeptor eben bearbeitet. Manchmal versucht der riechende Partner, ein Stück des Nahrungsbrockens, das aus dem Maul des anderen Tieres ragt, abzubeissen, oder, unter Einsatz der Incisivi, aus dem Maul zu klauben. Der fressende Kantschil weicht in der Regel mit Kopfdrehen aus. Riechen am Mundwinkel kommt auch an einem wiederkauenden Tier vor, wobei das Klauben fehlt.

Diese Form des Riechens an der Kopfseite ist ausgesprochen häufig zwischen dem Jungtier als Akteur und den Adulten als Rezeptoren. Es tritt bereits im Alter von 2 Tagen auf, zu einem Zeitpunkt, an dem das Junge noch keine feste Nahrung aufnimmt. Von der zweiten Lebenswoche an war zu erkennen, wie das Jungtier zuerst am Mundwinkel eines fressenden Adulten roch und anschliessend ein Stück der gleichen Nahrung aufnahm und frass. Auf diese Weise lernt das Junge wahrscheinlich die Gerüche von Fressbarem zu erkennen und die entsprechenden Futterbrocken selbst auszuwählen, was zu Futtertraditionen führen könnte. Der Grund, weshalb dieses Verhalten auch zwischen Adulten auftritt, liegt darin, dass im Freiland ein Akteur sich

darüber informieren kann, welche Früchte, Blätter oder Sprosse eben reif sind.

b) Ohne Bezug zum Futtererwerbsverhalten

Das Riechen an der Kopfseite wird auch beobachtet, ohne dass der Rezeptor frisst (fr) oder wiederkaut (wk). Es tritt zwischen allen Mitgliedern einer Gruppe auf. Der prozentuale Anteil der Nasen-Kopfseiten-Kontakte (nks), die ohne Bezug zum Futtererwerbsverhalten sind, schwankt erheblich (88% bei ♂ 202, 63% bei ♀ 4, 21% bei ♀ 17 und 9% bei ♀ 209). Besonders häufig wird diese Variante von den beiden Geschlechtspartnern ♂ 202 und ♀ 4 gezeigt und hinterlässt den Eindruck eines ritualisierten Verhaltens während der sexuellen Werbung. Auf einen solchen Kontakt folgt, neben dem Weiterführen der laufenden Tätigkeit und dem Ausweichen durch Kopfabwenden oder Weggehen eine Reaktion, wie sie unter Huftieren einmalig ist, das Mundwinkelziehen (mwz), das als Antwortverhalten auf eine soziale Belästigung (WALTHER 1968) interpretiert werden kann. Ausführliche Angaben folgen auf S. 61.

NASEN-OHREN-KONTAKT (nko): Abb. 9C

Beschreibung: Nach Annäherung von der Seite, von hinten oder, selten, von vorne, riecht ein Kleinkantschil an einem Ohr des Partners. Wird das Ohr dabei berührt, zuckt der Rezeptor damit und wendet dann den Kopf ab.

Bemerkungen: Die Ohren von *T. javanicus* sind, zusammen mit der Stirne und dem Nacken, die einzigen Körperteile, die ausschliesslich mit den Hinterhufen durch Kratzen gereinigt werden können. Wie aus Beobachtungen am lebenden Tier und aus histologischen Schnitten hervorgeht, sind die Ohrmuscheln, die bei erwachsenen Tieren nur wenig behaart sind, mit einer grossen Zahl von Schweissdrüsen besetzt. Es darf angenommen werden, dass sich dort, zusammen mit an den Ohren

abgelagertem Schmutz, ein besonders intensiver Individualgeruch bildet, der häufiges Beriechen hervorrufen könnte.

Auf S. 31 sind die Soziogramme der oben beschriebenen Varianten der Nasen-Kopf-Kontakte dargestellt. Rund 80% aller olfaktorischer Kontrollen am Kopfpol konnten den Varianten eindeutig zugeordnet werden. Die Verteilungen entsprechen den auf S. 17 beschriebenen und auf S. 23-25 diskutierten Ergebnissen der Nasen-Kopf-Kontakte (nk): ♂ 202 richtet seine Kontakte bevorzugt gegen ♀ 4, dieses zeigt ausgeprägte geruchliche Kontrollen an ♂ 202 und ♀ 209 (mit Ausnahme der Kopfseiten-Kontakte, was auf geringes Interesse der Mutter an den vom Jungtier aufgenommenen Futterbrocken hinweist), ♀ 17 riecht selten am Kopfpol der übrigen Gruppenmitglieder, während ♀ 209 häufig olfaktorische Kontakte mit allen Partnern aufnimmt.

Neben den geruchlichen Kontaktnahmen, die nicht notwendigerweise zu einer Körperberührung von Akteur und Rezeptor führen, tritt im Sozio-positiven Verhalten als weiteres Element das Soziale Lecken (lep) auf, das nachfolgend beschrieben wird.

### SOZIALES LECKEN (lep)

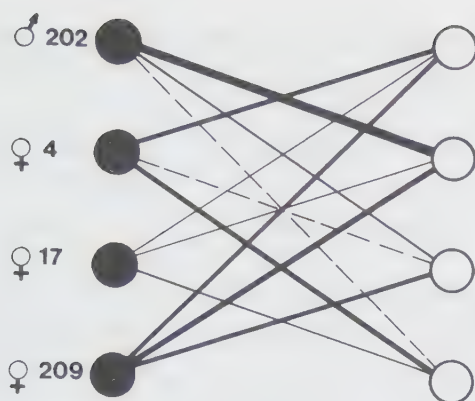
**Beschreibung:** Der Akteur nähert sich dem liegenden oder stehenden Partner, richtet sein Rhinarium gegen eine Körperzone des Bezugstieres und leckt unter Kopfnicken (kn) einige Male über diese Stelle.

**Bemerkungen:** Soziales Lecken (lep) ist zwischen Adulten, ausser im Sexualverhalten (S. 115), ein selten auftretendes Element, das sehr kurz (zwischen 1 und etwa 10 Sekunden) dauert. Es hat demnach keine Reinigungsfunktion, sondern dient, durch den Einbezug des Geschmacks-sinnes, der verstärkten olfaktorischen bzw. gustatorischen Kontrolle (vgl. dazu das Element "Flehmen (fl)", S. 111). Ausserdem kann es beobachtet werden als schwache Form der Aggression (S. 53). Im Mutter-Kind-Verhalten mit einem adulten als Akteur kommt dem sozialen

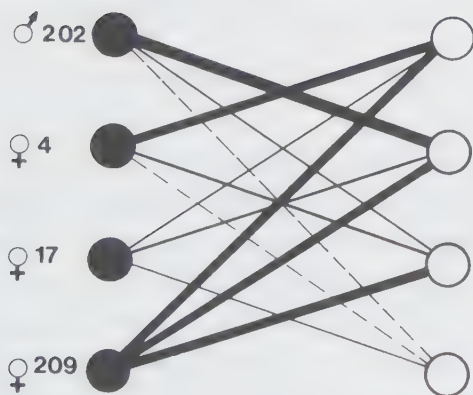
Abb. 10: Soziogramme für die Varianten der Nasen-Kopf-Kontakte

- A: Variante "Naso-nasal-Kontakt (nkn)", n = 292
- B: Variante "Nasen-Kopfseiten-Kontakt (nks)", n = 463
- C: Variante "Nasen-Ohren-Kontakt (nko)", n = 141

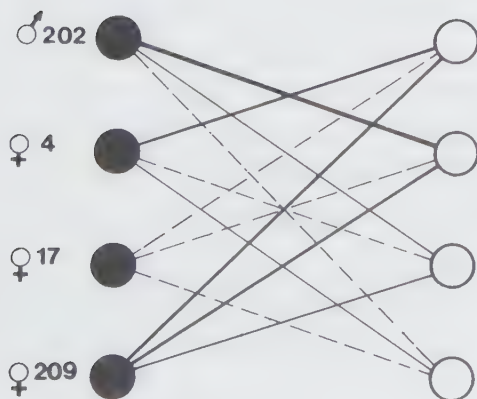
A



B



C



Lecken (lep) unterschiedliche Bedeutung zu wie Reinigung, Darmmassage, Induktion der Kot- und Harnabgabe.

Geleckt werden, neben den bereits in Abb. 4 dargestellten Zonen, die bei olfaktorischen Kontrollen bevorzugt werden, der Nacken, der Widerrist und gelegentlich der Rücken.

Im Soziopositiven Verhalten überwiegen Elemente der geruchlichen Kontrolle. Körperkontakte werden, Sexual- und Mutter-Kind-Verhalten ausgenommen, weitgehend vermieden.

### 6.3. Aggressives Verhalten

#### 6.3.1. Morphologie und Funktion der Canini sup. von ♂♂

Wie bei den übrigen Traguliden verfügen die ♂♂ von *T. javanicus* über verlängerte Canini sup., die als Verletzungswaffe eingesetzt werden können und die deshalb in der Folge näher betrachtet werden.

Ein oberer Eckzahn ist einem einseitig hohl geschliffenen Krummdolch mit lingual konvexer und labial konkaver Fläche ähnlich. Es handelt sich bei dieser Zahnform um eine Stich-Schnitt-Waffe, die mit den Canini der Carnivoren funktionell nicht vergleichbar ist.

Ontogenetisch erscheinen die Canini sup. am unteren Rand der Oberlippe im Alter von 12 Monaten. Sie wachsen während des ganzen Lebens (jährlich etwa 10 mm), sind anfänglich dünn und spitz, werden mit zunehmendem Alter dicker (max. 4 mm im Durchmesser bei ♂ 9 im Alter von 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren) und brechen in Käfigen mit reicher Strukturierung in unregelmässigen Abständen ab. Bei ♂♂, die in wenig requisitenreichen Käfigen leben, müssen die Eckzähne künstlich gekürzt werden.

Die nachfolgende Tab. 4 zeigt die Chronologie der Canini sup. - Entwicklung bei ♂ 202.



Abb. 11: Schematische Darstellung des Bruchlinienverlaufs, gezeigt am linken Caninus sup. von ♂ 9: in 4 der 7 Fälle brach der Eckzahn in Richtung a, in den übrigen in Richtung b.

Tab. 4: Entwicklung der oberen Eckzähne bei ♂ 202

|              |                                           |
|--------------|-------------------------------------------|
| 29. 10. 1974 | geboren                                   |
| 30. 10. 1975 | C. am unteren Rand der Oberlippe sichtbar |
| 01. 09. 1976 | linker C. abgebrochen                     |
| 11. 07. 1977 | rechter C. abgebrochen                    |
| 25. 07. 1977 | linker C. abgebrochen                     |

♂ 206 verlor zweimal nacheinander ein Stück seines linken Eckzahns, was zeigt, dass die Canini nicht notwendigerweise alternierend abbrechen.

Von 7 Fällen schätzte ich die Länge des abgebrochenen Stückes zweimal 3-5 mm, dreimal 8-10 mm und zweimal um 15 mm. Die Bruchlinien wiesen keinen bestimmten Verlauf auf (Abb. 11).



Abb. 12: Die einzige cutane Verletzung während meiner Beobachtungszeit trat auf, nachdem ♂ 202 beide Canini sup. abgebrochen hatte. Deutlich ist die Schnittwunde zwischen Auge und Ohr sichtbar.

Um Klarheit über die Funktionsweise der verlängerten oberen Eckzähne bei ♂♂ zu schaffen, simulierte ich mit Hilfe dreier Schädel Bisse an einer dem Kantschilkörper ähnlichen Stofffigur. Falls der Uebertragung dieser Modellversuche auf die Realität zugestimmt werden kann, was meiner Ansicht nach möglich ist, kann folgendes geschlossen werden:

- ♂♂ mit langen ( ~ 15 mm) Canini sup. können trotz der für primitive Ruminantia typischen, grossen Mundöffnung die divergierenden Zahnspitzen nicht senkrecht einstechen.
- ♂♂ mit kurzen Zähnen ( ~ 15 mm) sind dazu imstande, was bedeutet, dass kurze Zähne beim Einsatz durch Biss effektiver sind als lange. Das folgende Ereignis bestätigt diese Äusserung: Die einzige cutane

Verletzung während meiner Beobachtungszeit trat ein, nachdem ♂ 202 beide Canini abgebrochen hatte (Abb. 12, ♀ 209).

DAKKUS (1932), der als Einziger einen Kampf zwischen zwei adulten ♂♂ mit tödlichem Ausgang in seinem privaten Gehege beobachtet hatte, beschreibt eine weit gefährlichere Anwendung der Canini sup.:

"Das jüngere ♂ liess sich nämlich bei den Hinterbeinen des anderen plötzlich auf die Knie\* nieder. Gleichzeitig schoss der ein wenig seitwärts geneigte Kopf nach vorn unter den Bauch des Gegners und riss diesen mit seinem messerscharfen Eckzahn über eine Länge von ungefähr 10 cm auf. Das schwer verwundete Tier sank zur Erde und stiess einige Augenblicke später den letzten Atem aus."

Im letzteren Fall sind wahrscheinlich lange obere Eckzähne wirkungsvoller.

Kämpfe mit tödlichem Ausgang sind offensichtlich selten. Ausser DOCTERS VAN LEEUWEN (1921), der, ebenfalls in Gefangenschaft, einen männlichen Kleinkantschil mit aufgeschlitztem Bauch fand, berichtet keiner der Autoren, die sich mit Traguliden befasst haben, von solchen Ereignissen (DUBOST 1965, 1975; RALLS et al. 1975; TUBB 1966).

Abschliessend sei festgehalten: Die oberen Eckzähne von ♂♂ können durch Biss und durch Einhaken in den Bauch und daran anschliessendes Schneiden eingesetzt werden. Die zweite Möglichkeit kann tödlich enden.

---

\* Zweifelsfrei sind hier die Carpalgelenke gemeint.

### 6.3.2. Beschreibung und Funktion von Dermal- und knöchernem Rückenschild

#### 6.3.2.1. Dermalschild

DUBOST und TERRADE (1970) entdeckten bei *H. aquaticus* eine Umgestaltung der Haut im Bereich des Beckens und der Lumbalzone. Die Haut in dieser Region besteht aus mehreren Schichten, deren Fasern sich im Winkel von  $90^{\circ}$  kreuzen und die diagonal zur Körperachse verlaufen. Dieser Dermalschild liegt auf einer Fettschicht, auf der sich die Haut bei geringster mechanischer Beanspruchung verschiebt. Eine Verdickung der Haut wurde von DUBOST und TERRADE (1970) nicht festgestellt. Dermalschilder treten bei *H. aquaticus* bei sämtlichen Individuen jeden Alters in annähernd gleicher relativer Grösse auf.

Bei der Untersuchung dreier gegerbter Felle von *T. javanicus* bemerkte ich Veränderungen der Haut im gleichen Bereich wie bei *H. aquaticus*. Die innere Oberfläche der veränderten Zone fühlte sich glatt und starr an und erschien wie plastifiziert, während die daran anschliessende Haut, wie bei gegerbten Fellen üblich, aufgeraut und leicht zu bewegen war. Bei zwei frischtoten ♂ wies der Schild eine blassbläuliche Farbe auf. Die Haut war etwas verdickt und beim Schneiden äusserst zäh. In der Ausdehnung sind die Dermalschilder von *T. javanicus* kleiner als jene von *H. aquaticus*; in Bezug auf das Geschlecht ist kein Unterschied zu bemerken. Ob Jungtiere bereits Dermalschilder aufweisen, ist z. Z. unbekannt, nach den Ergebnissen bei *H. aquaticus* jedoch zu erwarten. Das von DUBOST und TERRADE (1970) für *H. aquaticus* beschriebene Fettpolster unter dem Dermalschild fehlte bei den untersuchten frischtoten ♂ von *T. javanicus*, was wohl zurückzuführen ist auf den schlechten Ernährungszustand der beiden Tiere, die selbst an den Nieren kein Fett aufwiesen. Die histologische Struktur des Dermalschildes von *T. javanicus* wird Gegenstand einer späteren Arbeit sein (ROBIN und METTLER, in Vorbereitung).

Den Abb. 13 A und B ist die Ausdehnung des Dermalschildes beim Kleinkantschil zu entnehmen. Der Schild deckt Becken-, Lumbal- und teilweise Thoracalregion. Die grösste Breite wird im Bereich der Humeri erreicht. Die etwas unregelmässig birnenförmige Fläche endet auf der Höhe der Scapulae.

DUBOST und TERRADE (1970) vertreten die Meinung, der Dermalschild von *H. aquaticus* diene dem Schutz gegen mechanische Einflüsse während der schnellen Lokomotion durch dichtes Unterholz. Auf eine weitere Funktion weist LEUTHOLD (1977) hin, der vermutet, diese Hautveränderung schütze vor Verletzungen durch die Canini sup. während aggressiver Auseinandersetzungen. Er relativiert seine Äusserung jedoch mit der Bemerkung, dass auch ♀♀ über einen Dermalschild verfügen. Wie auf S. 46 gezeigt wird, richten ♂♂ von *T. javanicus* ihre Angriffe unter Einsatz der Canini sup. auch gegen ♀♀. Es zielen jedoch nur relativ wenige Bisse gegen die durch den Dermalschild geschützte Zone (Abb. 17).

Bei anderen Arten wurden Dermalschilder entwickelt zum Schutz gegen mechanische Einflüsse während der Lokomotion, wie bei *Cephalophus dorsalis* (DUBOST und TERRADE 1970), aber auch zum Schutz gegen Verletzungen während aggressiver Interaktionen, wie bei *Sus scrofa* in der Region der Schulterblätter (STEMMER 1909).

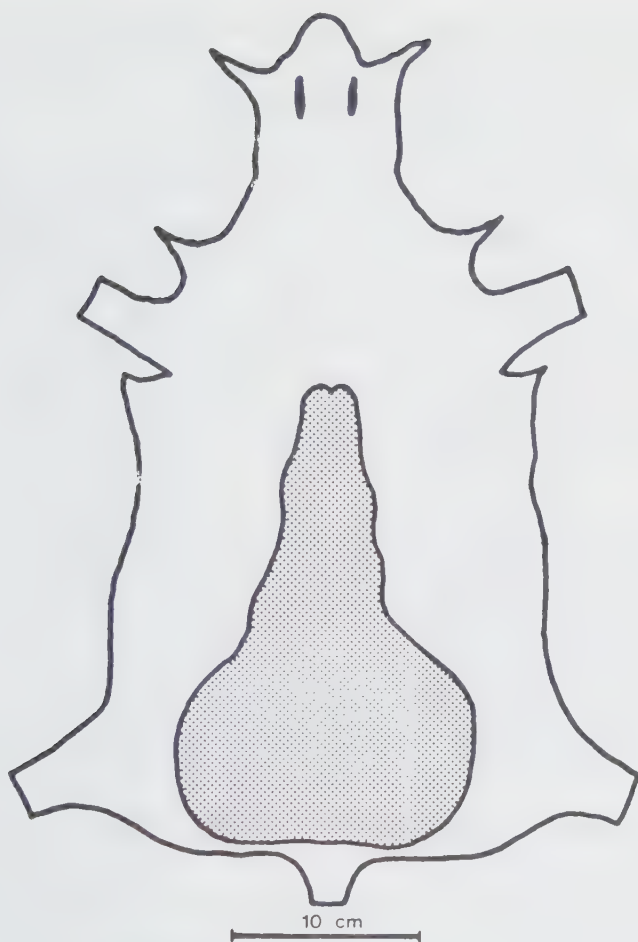
Die Körperform von *T. javanicus* ist jener von *H. aquaticus* und *Cephalophus dorsalis* sehr ähnlich. Alle drei Arten bewohnen ähnliche Biotope mit dichter Vegetation. Deshalb trifft die Interpretation von DUBOST und TERRADE (1970) vermutlich zu.

#### 6.3.2.2. Knöcherner Rückenschild

Das Vorkommen eines Dermalschildes bei *T. javanicus* war bis anhin unbekannt. MILNE-EDWARDS (1864) beschreibt aber eine knöcherne Veränderung im Bereich des Beckens bei alten ♂♂ von *T. napu* und

- Abb. 13 A: Ausdehnung des Dermalfeldes (punktiert), gezeichnet nach dem gegerbten Fell eines adulten männlichen Tieres.
- B: Ausdehnung des Dermalfeldes am lebenden Tier, übertragen von Abb. 13 A.

A



B



*T. javanicus*: Durch Mineralisation der Sehnenhäute in der Zone des Sacrum bildet sich ein hartes, dauerhaftes Plättchen, das das ganze Becken überdacht. Diese unwahrscheinlich anmutende Mitteilung wurde an den ♂♂ 20 und 202 überprüft und bestätigt (Abb. 14). Eine detaillierte Schilderung folgt an anderer Stelle (ROBIN und METTLER, in Vorbereitung). Die Platte weist bei *T. javanicus* die beachtliche Fläche von etwa 40 cm<sup>2</sup> und eine Dicke von 1-2 mm auf. Sie läuft, was bis anhin unbekannt war, in cranialer Richtung in verknöcherte Sehnen aus, die im Bereich der Scapulae enden. Durch die Verknöcherung der Sehnen wird nicht nur die Beckenregion, sondern die ganze Rückenzone bis zum Widerrist überdeckt. Bis heute nicht zu prüfen war das Fehlen von Rückenschildern bei ♀♀.

Ueber die Funktion des Schildes finden sich im Schrifttum keine Hinweise. Sollte es sich als zutreffend erweisen, dass nur ♂♂ über solche Schilder verfügen, müsste diese Entwicklung mit einem typisch männlichen Verhalten in einen Zusammenhang gebracht werden. Nach den derzeitigen Kenntnissen über das aggressive Verhalten, können wohl Bisse gegen die geschützte Zone gerichtet werden; doch ist ihre Zahl nicht sehr gross und eine derart aufwendige anatomische Besonderheit lässt sich damit nicht erklären. Als Hypothese kann aber die Kopulation herangezogen werden:

Die Kopulationsstellung von *T. javanicus* und, in etwas weniger ausgeprägtem Mass, von *T. napu* (RALLS et al. 1975) ist für primitive *Ruminantia* atypisch. Während das kopulierende (kp) ♂ bei *H. aquaticus*, *Muntiacus muntjak* und *M. reevesi* Kinn, Halsunterseite und Brust auf der Sakral- und Lumbalregion des ♀ auflegt (BARRETTE 1977; DUBOST 1971, 1975), hält das ♂ von *T. javanicus* Kopf und Hals frei und stützt sich mit den Vorderextremitäten auf dem Widerrist des ♀ ab. Die mechanische Belastung des Rückens ist beim Kleinkantschil-♂ wahrscheinlich erheblich grösser. Ausserdem dauern Kopulationen (kp) beim Kleinkantschil sehr lange (bis zu 6 Min., S. 124).

Daraus kann postuliert werden, dass das Beckenplättchen und die daran anschliessenden verknöcherten Sehnen eine wirksame Stabilisierung des ganzen Rückens während einer Kopulation erbringen.



Abb. 14: Dorsalansicht des Kadavers von ♂ 20. Die Vorderextremitäten sind entfernt. B Becken, S verknöcherte Sehnen, IL Ilium, IS Ischium

Nachstehende Abb. 15 zeigt eine Kopulation (kp). Durch eine unterschiedliche Brechung des Lichtes im Fell des ♂ ist die Ausdehnung des Rückenschildes als dunkle Fläche deutlich sichtbar.



Abb. 15: Kopulation (kp) von ♀ 4 und ♂ 202. Im Sakralbereich von ♂ 202 hebt sich der Rückenschild als dunkle Fläche ab.

Wie oben diskutiert wurde, stehen sowohl Rücken- wie Dermalschild wahrscheinlich in keinem Zusammenhang mit dem aggressiven Verhalten.

### 6.3.3. Elemente des aggressiven Verhaltens

#### 6.3.3.1. Haltungen im aggressiven Verhalten

##### VORNE HOCH (vh):

Beschreibung: Das Tier streckt die Vorderextremitäten. Sein Thorax wird maximal vom Boden abgehoben. Der Hals steht annähernd senk-

recht. Die Ohren sind aufgerichtet (oa). Die Braunweiss-Zeichnung an Hals und Brust ist deutlich sichtbar. Der Kopf weist in Richtung eines Partners.

Bemerkungen: Dieses Element ist ranganzeigend und wird vom überlegenen Partner geäußert. Wird der Kopf gesenkt und legt das Tier die Ohren an (og), erfolgt eine Angriffsintention (agi) oder ein Angriff (ag).

#### VORNE TIEF (vt):

Beschreibung: Vorderkörper und Hals werden gegen den Boden abgesenkt. Der Winkel zwischen Unterkiefer und Boden beträgt  $0 \pm 20^\circ$ . Die Nase kann also höher liegen als die Horizontale. Die Ohren sind meist zurückgelegt (og). Die Hell-dunkel-Zeichnung auf Hals und Brust ist vom Bezugstier aus nicht sichtbar.

Bemerkungen: Ranganzeigende Verhaltensweise, die vom unterlegenen Tier eingenommen wird. Sie hindert den Partner aber nicht in allen Fällen, eine Angriffsintention (agi) oder einen Angriff (ag) auszuführen.

#### KATZENBUCKEL (kb):

Beschreibung: Der Rücken wird stark kyphotisch gebogen, der Kopf gegen einen Partner gerichtet. Die Extremitäten stehen sehr nahe beieinander. Die Ohren sind zurückgelegt (og). Das Tier erscheint in dieser Haltung wie erstarrt. Es atmet dabei sehr schnell und flach.

Bemerkungen: Katzenbuckel (kb) konnte nur einmal beobachtet werden, als versuchsweise zwei ♂♂, die einige Zeit früher wegen aggressiver Auseinandersetzungen getrennt worden waren, wieder konfrontiert wurden. Dabei stellte sich das unterlegene ♂ nach anfänglichen Fluchtversuchen rückwärts in eine Käfigecke, wo es länger als 100 Minuten in der Katzenbuckelposition (kb) verharrte.

Eine ähnliche Haltung wird übrigens bei Regen (im Zoo künstliche Berieselung) eingenommen, wobei das Tier sich mindestens einmal in 5 Minuten schüttelt, der Kopf schräg nach unten weist und die Ohren sehr lebhaft ihre Stellung wechseln. Ausserdem atmet es regelmässig und relativ langsam.

#### OHREN AUFGERICHTET (oa):

Beschreibung: Die Ohrmuscheln weisen in frontale Richtung. Meist wird dazu die Haltung Vorne hoch (vh) eingenommen.

Bemerkungen: Ohren aufgerichtet (oa) ist ein akzessorisches ranganzeigendes Element, das dann wirkt, wenn die Distanz zwischen zwei sich begegnenden Partnern kleiner als 1 m ist. Als nicht rangbezogenes Element im Sozialverhalten kann es beobachtet werden, wenn sich die Partner optisch erkennen (oe, S. 16). Im nichtsozialen Bereich werden die Ohren aufgerichtet (oa), wenn eine Störungsquelle lokalisiert ist und fixiert wird.

#### OHREN ZURUECKGELEGT (og): z.B. Abb. 15

Beschreibung: Die Ohrmuscheln weisen in seitliche Richtung. Die dazu eingenommene Körperhaltung ist variabel.

Bemerkungen: Wie aus zahlreichen Abbildungen dieser Arbeit hervorgeht, werden die Ohren während vieler Verhaltensweisen zurückgelegt. Von dieser Ohrstellung allein kann deshalb wenig abgeleitet werden. Wesentlicher ist die Kombination mit anderen ranganzeigenden Elementen wie die oben beschriebenen Haltungen vh und vt.

### 6.3.3.2. Aktionen im aggressiven Verhalten

#### ANGRIFFSINTENTION (agi):

Beschreibung: Aus der Haltung Vorne hoch (vh), während der die Ohren aufgerichtet sind (oa), schiesst der Kopf sehr schnell nach vorne in Richtung eines Bezugstieres. Dabei werden die Ohren zurückgelegt (og). Der Kopf führt seitwärtsschwingende Bewegungen geringer Amplitude (um 1 cm) aus. Das Maul ist nicht oder nur wenig geöffnet (max. 0,5 cm). Die Distanz zwischen den beiden Tieren misst weniger als 1 m.

Bemerkungen: Aggressives Element mittlerer Intensität, das immer vom überlegenen Tier ausgeführt wird. Es tritt besonders ausgeprägt und häufig dann auf, wenn ein ♂ an einer engen Gehegestelle steht, die es nicht zulässt, dass zwei Tiere aneinander vorbeigehen können. Nähert sich nun ein anderes Gruppenmitglied, das am ♂ vorbeidrängen will, verhindert das ♂ eine weitere Annäherung auf diese Weise.

#### ANGRIFF (ag):

Beschreibung: Aus der Position Vorne hoch (vh) prellt der Aktor mit nach vorne gestrecktem Kopf, zurückgelegten Ohren (og) und bis zu 3 cm weit geöffnetem Maul gegen einen Rezeptor, der maximal 1 m entfernt steht. Während des Angriffs pendelt der Kopf des Aktors ein wenig hin und her. Beim Ansprung klappt der Schwanz des Aktors mindestens einmal auf und ab (sk). Die Richtung, in der ein Rezeptor angegriffen wird, ist bei den Geschlechtern verschieden. Während ♂♂ überwiegend frontal angreifen (ag), führen ♀♀ dieses Element fast ausschliesslich lateral aus (Abb. 16). Der Grund ist wahrscheinlich in der unterschiedlichen Bewaffnung zu suchen. ♀♀ verfügen über sehr kleine obere Eckzähne. Ist der Rezeptor ein ♂, das während des Angriffs zurückbeissen könnte, würde sich das ♀ als Angreifer selbst gefährden. Für ♂♂ als Aktoren ist dies nicht zu erwarten.

Die unterschiedliche Richtung eines Angriffs (ag) äussert sich auch in einer verschiedenen Verteilung der angebrachten Bisse, wie aus der unter der Beschreibung des Elementes Beissen (be) folgenden Tab. 6 zu entnehmen ist.

Bemerkungen: Aggressives Element sehr hoher Intensität. Ob ein Angriff mit der Verhaltensweise Beissen (be) endet, hängt von der Reaktion des Rezeptors ab. Kann letzterer nicht entfliehen, wird er gebissen. Vermag er aber in einem Sprung (bis 2,5 m weit) zu entkommen, lässt der Aktor meist vom angegriffenen Tier ab. Selten schliesst eine Verfolgung (vf) an (S. 50).

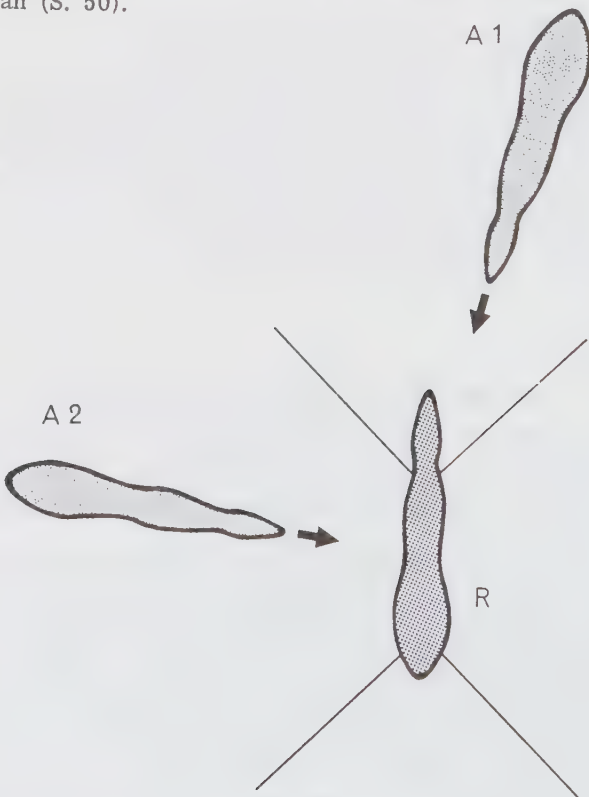


Abb. 16: Unterschiedliche Angriffsrichtung von männlichen und weiblichen Kleinkantschilen. ♂ greifen überwiegend frontal, ♀ lateral an. A 1 = männlicher Angreifer, A 2 = weiblicher Angreifer, R = Rezeptor eines Angriffs.

Tab. 5: Vergleich der Angriffe in den unterschiedlich grossen Käfigen KK und EH-links, die mit und ohne Beissen (be) enden.

|                                                 | Angriffe, die mit<br>Beissen enden | Angriffe, die ohne<br>Beissen enden |
|-------------------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| Käfig KK                                        | 210                                | 158                                 |
| Käfig EH-links                                  | 9                                  | 38                                  |
| $\chi^2 = 24.03; \quad df = 1; \quad p < 0.001$ |                                    |                                     |

In kleinen Käfigen sind aggressive Interaktionen häufiger (KK: 368 ag in 231 h; EH-links: 47 ag in 158 h) und Angriffe (ag) führen weit häufiger zu Bissen (be), weil dort die Tiere sehr eng zusammenleben müssen und ein Ausweichen (awa) weniger gut möglich ist als in grossen Käfigen.

#### SCHNAUZENSTOSSEN (ss):

**Beschreibung:** Ein Kleinkantschil tupft die Flanke eines Partners mit seiner Nase an. Das Maul des Aktors ist geschlossen. Die Ohren sind zurückgelegt (og).

**Bemerkungen:** Element geringer Aggressivität, das während des Hochmachens (hm, S. 53) eingesetzt wird und auch als schwach aggressive Aufforderung zum Säugen (säj) vom Jungtier an der Mutter oder an einem Ersatzpartner gezeigt wird. Das Muttertier stösst (ss) in die Flanke ihrer erwachsenen Tochter, wenn diese die Inguinalzone der ersteren intensiv beriecht oder leckt (ni).

#### BEISSEN (be): Abb. 12

**Beschreibung:** Der Aktor schliesst das während des Angriffs (ag) geöffnete Maul. Dabei dringen die Eckzähne des Ober- und/oder die Eck- und Schneidezähne des Unterkiefers in die Haut oder das Fell des

Rezeptors ein. Während des Beissens sind die Augen geschlossen und die Ohren zurückgelegt (og). Meist beisst der Aktor mehrmals hintereinander.

Bemerkungen: Aggressives Element höchster Intensität. Der Einsatz der Canini sup. ist die Ausnahme, weshalb cutane Verletzungen ausser im in Abb. 12 dargestellten Fall nicht beobachtet werden konnten. In der Regel wird mit den Incisivi und Canini inf. gebissen, was eher einem Klemmen gleichkommt. Dabei werden häufig Haare ausgerissen und dadurch schütterere oder kahle Stellen im Fall des Rezeptors erzeugt.

Hat ein Aktor Haare aus dem Fell eines Rezeptors gerissen, schiebt ersterer diese durch wiederholtes Vorstrecken und Zurückziehen der Zunge aus dem Maul heraus und schüttelt dabei den Kopf heftig hin und her. In einigen Fällen folgte darauf das Element Niesen (ni), wobei aus den Nasenöffnungen herausgeschleuderte Schleimtröpfchen zu erkennen waren.

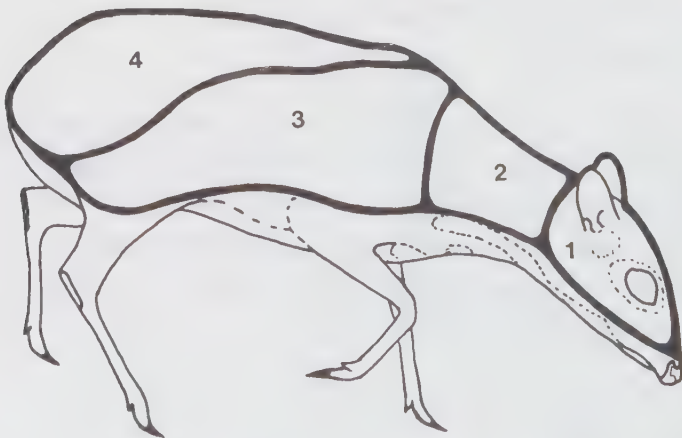


Abb. 17: Gebissen wird in die Gesamtheit der dick eingerahmten Felder. Die Ziffern bezeichnen willkürlich gewählte Zonen, die in Tab. 6 näher betrachtet werden: 1 Kopf, 2 Hals, 3 Rumpf ohne 4, 4 durch den Dermal Schild geschützte Zone.

♂♂ wetzen nach dem Beissen (be) regelmässig die Zähne (zw, S. 57).

Tab. 6: Verteilung der Bisse auf die in Abb. 17 dargestellten Körperzonen in den vier verschiedenen Aktor-Rezeptor-Kombinationen der Geschlechter.

|            | Kopf<br>Zone 1 | Hals<br>Zone 2 | Rumpf<br>Zone 3 | Dermalschild-<br>geschützte<br>Zone 4 | Total |
|------------|----------------|----------------|-----------------|---------------------------------------|-------|
| ♂ beisst ♀ | 61             | 45             | 39              | 48                                    | 193   |
| ♀ beisst ♂ | -              | 2              | 17              | 11                                    | 30    |
| ♂ beisst ♂ | 2              | 5              | 6               | 4                                     | 17    |
| ♀ beisst ♀ | -              | -              | 9               | 12                                    | 21    |

Die Verteilung der Bisse auf die verschiedenen Körperzonen geht aus Abb. 17 und Tab. 6 hervor. Da die Zahlen zum Teil klein sind, gebe ich der qualitativen Interpretation der Ergebnisse den Vorzug:

♂♂ beissen in alle in Abb. 17 dargestellten Körperteile ohne ersichtliche Bevorzugung, während ♀♀ sowohl beim Beissen gegen ♂♂ wie gegen ♀♀ die Kopf- und Halszone überwiegend oder völlig meiden.

Die durch den Dermalschild geschützte Fläche ist nicht besonders häufig Ziel von Bissen, was die von DUBOST und TERRADE (1970) für *H. aquaticus* geäußerte Meinung über die Funktion dieser Hautveränderung stützt, sie diene dem Schutz vor mechanischer Beanspruchung während schneller Lokomotion in dichter Vegetation (S. 36).

Nach Tab. 6 wird knapp die Hälfte der Bisse, die ♂♂ ausführen, gegen die Zonen 3 und 4 (Abb. 17) gerichtet. Dies steht in einem scheinbaren Widerspruch zur bevorzugten Angriffsrichtung von ♂♂ (S. 45). Die lateral angebrachten Bisse sind jedoch eine Folge der Reaktion des Rezeptors, der sich vom angreifenden Aktor abwendet. Der Letztere beisst nun in die für ihn erreichbaren Körperteile, in die Seite oder die durch den Dermalschild geschützte Zone. In gleicher Weise verhält sich auch *T. napu* (RALLS et al. 1975). Bisse an der Analzone des Halsbandpekaris (*Tayassu tajacu*) werden von SCHMIDT (1976) in analoger Art erklärt.

Bisse in die Extremitäten eines nicht liegenden Tieres und das von DAK-KUS (1932) beschriebene Aufschlitzen des Bauches (S. 35) konnte ich nie beobachten. SCHMIDT und METTLER (briefl.) teilten mir jedoch einen besonderen Fall des Beissen (be) mit. Das acht Monate alte ♂ 214 biss ein weibliches Jungtier wenige Stunden nach der Geburt wiederholt in die Körperseite und zwar nur dann, wenn das Junge sich fortbewegte. Das ♀ starb am 2. Lebenstag. Die Sektion ergab eine vollständige Femurfraktur im distalen Bereich, die mit den Bissen des ♂ 214 in Verbindung gebracht wurden.

Da nur in einem einzigen weiteren Fall aggressive Interaktionen dieser Intensität gegen ein Jungtier geäußert wurde (S. 65), kann das Verhalten von ♂ 214 als haltungsbedingte Störung betrachtet werden.

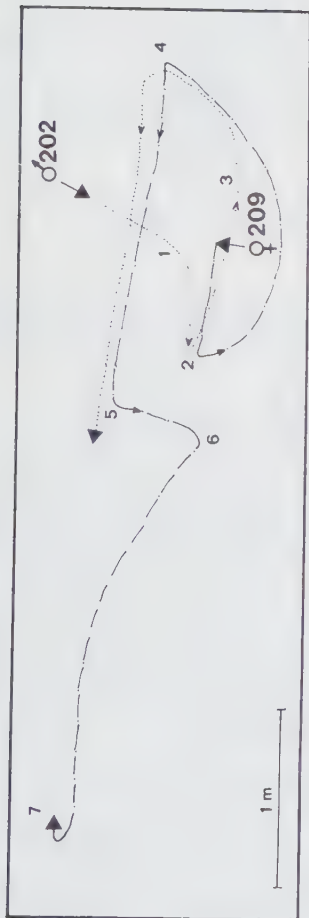
Abschliessend sei noch eine selten beobachtete Variante des Beissens (be) erwähnt:

Während dieses Element üblicherweise aus dem Stehen über das Angreifen (ag) abläuft, biss ♀ 8 das Gruppenmitglied ♂ 20 insgesamt 7mal aus dem Liegen (li) heraus. ♀ 8 hatte seinen bevorzugten Liegeplatz an einer engen Stelle eines häufig frequentierten Wechsels im Käfig EH-rechts. Ging ♂ 20 auf diese Stelle zu, reckte ♀ 8 Kopf und Hals hoch (vh) und richtete die Ohren nach vorne (oa). ♂ 20 senkte daraufhin fast regelmässig Kopf und Hals gegen den Boden ab (vt) und änderte meist die Fortbewegungsrichtung. Ging ♂ 20 jedoch weiter, um an ♀ 8 vorbeizugelangen, schoss das Weibchen plötzlich aus dem Liegen heraus gegen ♂ 20 (ag) und biss (be) es in die Flanke. Zweimal stoben dabei ausgerissene Haare in Büscheln umher.

♂ 20 flüchtete (awa) in jedem Fall.

VERFOLGEN (vf): Abb. 18

Beschreibung: Ein Kleinkantschil galoppiert einem ausweichenden (awa) Artgenossen nach. Der Kopf des Aktors weist waagrecht nach vorn, der Schwanz ebenso nach hinten. Die Ohren sind zurückgelegt



**Abb. 18:** Angriff von ♂ 202 auf ♀ 209

▲ Anfangs- und Endpunkte der Verfolgung und der Flucht. -----Weg von ♀ 209, ..... Weg von ♂ 202, —→ Richtung der Fortbewegung, Ziffern 1-7 im Text.

Nach dem Element Vorne hoch (vh) von ♂ 202 zeigt ♀ 209 Vorne tief (vt) und geht (ge) weg. ♂ 202 greift (ag) trabend (tra) an, wird schneller (Galopp, ga) (Punkt 1) und erreicht in Punkt 2 ♀ 209, das vor dem Anbringen eines Bisses (be) durch ♂ 202 den Angriff (ag) bemerkt und galoppierend (ga) einen Haken schlägt. ♂ 202 bleibt stehen (st), wetzt die Zähne (zw), blickt dem fliehenden ♀ 209 nach und galoppiert (ga) (Punkt 3), den kürzesten Weg wählend, in Richtung von ♀ 209. Dieses schlägt in Punkt 4 erneut einen Haken, offenbar unerwartet für ♂ 202, der die Wendestelle überläuft und ♀ 209 hinterhergaloppiert (ga). ♀ 209 nimmt in den Punkten 5 und 6 zwei abrupte Richtungswechsel, entfernt sich ungefähr 3 m und verharret, in Richtung von ♂ 202 stehend, mit aufgerichteten Ohren (oa) und in Position Vorne hoch (vh) für etwa 2 Minuten an Punkt 7. ♂ 202, der auch die Richtungsänderung in Punkt 5 überlaufen hat, bleibt dort stehen (st) und wetzt die Zähne (zw). Die Dauer der Verfolgung, also die Zeit, in der die Tiere in Bewegung waren, betrug knapp 20 Sekunden.

(og), das Maul ist nur wenig geöffnet. Häufig zuckt der Kopf ein wenig hin und her.

Die Geschwindigkeit des verfolgenden Tieres beträgt (handgestoppt) max. 6 m pro Sekunde.

Seite 51 zeigt das zusammengefasste Protokoll einer Verfolgung vom 9.4.1977 im Käfig EH-links, sowie die dazugehörige Skizze (Abb. 18).

Bemerkungen: Selten auftretendes Element, das von der Definition her nur in grossen Käfigen (EH-links) möglich ist. Beachtlich ist die grosse Geschwindigkeit, mit der die Tiere sich verfolgen (vg) und einander ausweichen (awa).

#### KREISEN (ke):

Beschreibung: Hier möchte ich die Schilderung von RALLS et al. (1975) für *T. napu* anführen:

The two ♂♂ stood still in an anti-parallel position, with tails raised, exposing the white ventral surface. Each sniffed at the other's anal area and tried to put his lower jaw accross the other's back ... For the next minute, the ♂♂ repeated the motor patterns describe above, except that this time each moved his rump away as though to prevent the other from sniffing his anal area.

Dieser Beschreibung von RALLS et al. (1975) ist eine Präzisierung von DAKKUS (1932) für *T. javanicus* beizufügen. Nach letzterem Autor drehen sich die beiden ♂♂ um eine gemeinsame Achse.

Bemerkungen: Dieses Element konnte ich einmal in etwas abgewandelter Form beobachten, als ♀ 8 und ♂ 207 nach mehrmonatiger Trennung wieder konfrontiert wurden. Das ♀ legte dabei das Kinn nicht auf den Rücken von ♂ 207. Die übrigen Details stimmten überein.

RALLS et al. (1975) interpretieren diese Verhaltensweise als "ritualized interaction", die der Abklärung des Ranges zwischen ♂♂ dienen soll.

Zur Beurteilung der Funktion bei *T. javanicus* fehlen genügend und eindeutige Beobachtungen.

HOCHMACHEN ZWISCHEN ♂♂ (hm♂♂), Elementsequenz: Abb. 19 und 20

Beschreibung: Als Mittel zum Hochmachen zwischen ♂♂ (hm♂♂) werden die Elemente Beissen (be), Soziales Lecken (lep), Schnauzenheben (sh) und Schnauzenstossen (ss) eingesetzt (Abb. 19).

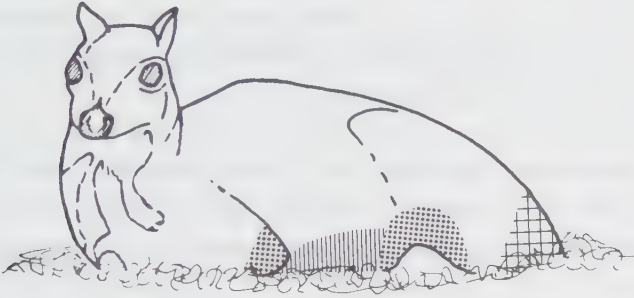


Abb. 19: Zonen, an denen die verschiedenen Elemente der Sequenz "Hochmachen zwischen ♂♂ (hm♂♂)" eingesetzt werden.

schraffiert: Lecken (lep), Schnauzenheben (sh)

punktiert : Lecken (lep), Schnauzenstossen (ss) u. Beissen (be)

karriert : Beissen (be)

Der Akteur nähert sich dem liegenden (li) Bezugstier lateral und riecht oder beleckt (lep) Bauchseite, Knie oder Ellbogen des Rezeptors, der in keinem Fall nach Einsatz dieser Verhaltensweisen mit Aufstehen (as) reagiert. Mit der Schnauze stösst (ss) der Akteur diese Zonen an, unterfährt die Bauchseite und hebt die Nase an (sh). Als nächstfolgende Steigerung beisst (be) er in Knie oder Ellbogen. Bleibt das liegende Tier unverändert, geht der Akteur zu dessen Analpol und beisst (be) in die Schwanzwurzel. Ist auch dies erfolglos, entfernt er sich (Abb. 20).

Das Beissen (be) in diesem Ablauf kann am treffendsten mit Knabbern umschrieben werden, da es wesentlich feiner ausgeführt wird als der Abschluss eines Angriffs (ag).

Bemerkungen: Hochmachen zwischen ♂♂ (hm♂♂) hat die Funktion, einen bevorzugten Liegeplatz, der besetzt ist, frei zu bekommen: Steht der Receptor an irgend einer Stelle der Sequenz auf (as), legt sich der

erfolgreiche Aktor sofort an den frei gewordenen Platz (hl). Erfolgreich war immer das ältere  $\varphi$ . Das jüngere  $\varphi$  führte den Ablauf maximal bis zum Schnauzenheben (sh).

Die nachfolgende Abb. 20 zeigt 14 Versuche des älteren  $\varphi$  4, das jüngere  $\varphi$  17 hochzumachen (hm $\varphi\varphi$ ). 10 Sequenzen waren erfolgreich; in 4 Fällen genügten die Elemente Schnauzenheben (sh) und Schnauzenstossen (ss), in den restlichen wurde gebissen (be). Selbst Beissen (be) führte nicht in jedem Fall zum Aufstehen (as).

Hochmachen zwischen  $\varphi\varphi$  (hm $\varphi\varphi$ ) trat ausschliesslich im kleinen Käfig KK auf. In den beiden anderen Käfigen, die wesentlich reicher strukturiert waren, bestand offenbar ein ausreichendes Angebot an günstigen Liegeplätzen.

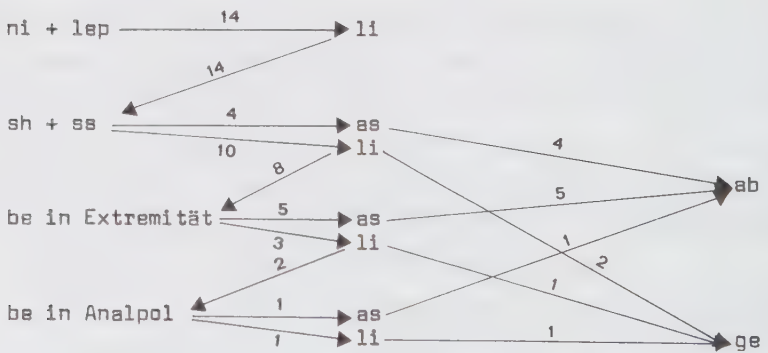


Abb. 20: 14 Sequenzen, die das Hochmachen zwischen dem älteren  $\varphi$  4 und dem jüngeren  $\varphi$  17 zeigen (hm $\varphi\varphi$ ).

Linke Zeile : Elemente des Ablaufes hm $\varphi\varphi$ , die der Aktor äussert.

Mittlere Zeile: Reaktionen des Rezeptors.

Rechte Zeile : Endhandlung des Aktors.

## HOCHMACHEN VON ♂♂ AN ♀♀ (hm♂♀), Elementsequenz: Abb. 21

Beschreibung: Die Elemente Beissen (be), Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip, S. 100), Soziales Lecken (lep), Scharren auf dem Rücken des Partners (srp), Schnauzenheben (sh) und Schnauzenstossen (ss) werden angewandt, um ein liegendes ♀ hochzumachen (hm♂♀) (Abb. 21).

Wie im Kapitel über das Sexualverhalten ausführlich gezeigt wird (S. 100), markieren ♂♂ ♀♀ mit einer Interramaldrüse (ip). Hat die Motivation des ♂, mit einem ♀ zu kopulieren, eine hohe Stufe erreicht, treibt es das ♀ unter fast stetem Markieren (ip). Im Extremfall weicht das ♀ aus, indem es sich hinlegt (hl). Das ♂ versucht in dieser Situation und ausserdem dann, wenn das ♀ nach Aktivitätsbeginn des ♂ noch liegt (li), das ♀ hochzumachen (hm♂♀).

Das ♂ nähert sich dem ♀ lateral, markiert es (ip) und leckt den Rücken, die Bauchseite und die Gelenke (lep). Als nächstfolgende Steigerung setzt das ♂ Schnauzenheben (sh) und Schnauzenstossen (ss) ein, denen Beissen (be) in die Knie- oder Ellbogengelenke folgt. Steht das ♀ nicht

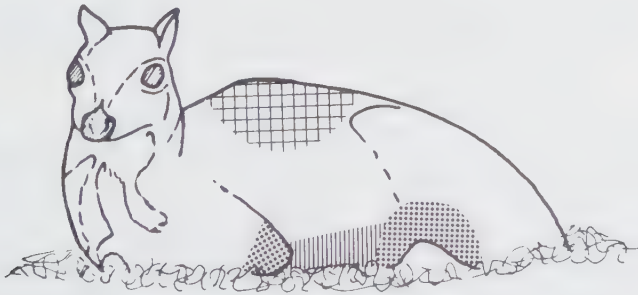


Abb. 21: Zonen, in denen die Elemente der Sequenz "Hochmachen von ♂♂ an ♀♀ (hm♂♀)" eingesetzt werden:

schraffiert: Lecken (lep), Schnauzenheben (sh)

punktiert : Lecken (lep), Schnauzenstossen (ss) u. Beissen (be)

karriert : Lecken (lep), Scharren auf dem Rücken des Partners (srp)

Markiert (ip) wird der ganze Rücken, die Kopfoberseite und der dorsale Teil des Halses.

auf, scharrt das ♂ auf dem Rücken des ♀ mit Hilfe der Hufe einer Vorderextremität (srp). In einem Fall, der eine Ausnahme darstellt, versuchte das äusserst erregte ♂ daraufhin, mit dem liegenden ♀ zu kopulieren.

Bemerkungen: Diese Elementfolge ist ein aggressiv gefärbtes Mittel, das durch Abliegen (hl) des ♀ unterbrochene sexuelle Treiben des ♂ fortzuführen oder, falls das ♂ die Ruhepause vor dem ♀ beendet hat, in Gang zu bringen. Sie ist Ausdruck hoher sexueller Erregung des ♂ und konnte nur dann beobachtet werden, wenn gleichentags eine Kopulation stattfand.

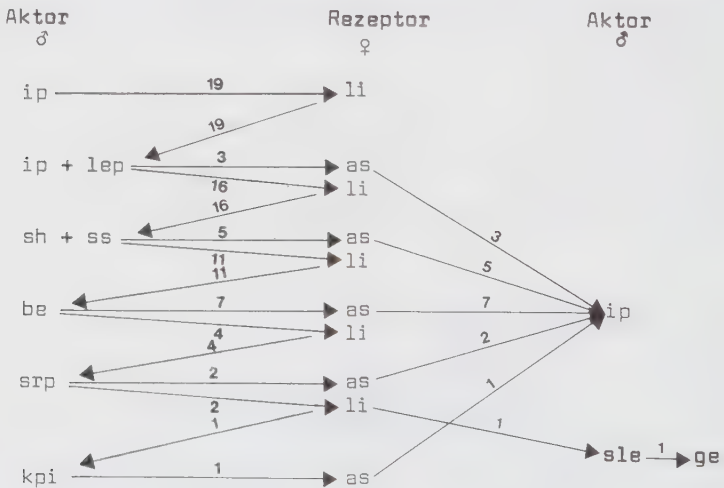


Abb. 22: 19 Sequenzen, die das Hochmachen von ♂♂ an ♀♀ (hm♂♀) zeigen.

Linke Zeile : Elemente des Ablaufes hm♂♀, die vom ♂ ausgeführt werden.

Mittlere Zeile: Reaktionen des ♀.

Rechte Zeile : Endhandlung des ♂.

Von allen diesen Versuchen war nur einer erfolglos. In den übrigen stand das ♀ an irgend einer Stelle der Sequenz auf, und das ♂ fuhr fort, das ♀ mit der Interramaldrüse zu bearbeiten.

Die wesentlichen Unterschiede zwischen dem Hochmachen von  $\sigma\sigma$  an  $\varphi\varphi$  ( $hm\sigma\varphi$ ) und dem Hochmachen zwischen  $\varphi\varphi$  ( $hm\varphi\varphi$ ) sind das Fehlen von Beissen (be) in die Schwanzwurzel bei  $hm\sigma\varphi$ , von Interramaldrüsenmarkieren (ip) und Scharren (srp) bei  $hm\varphi\varphi$  und, besonders hervorzuheben, die Endhandlungen.  $hm\varphi\varphi$  führt über zum Ruheverhalten,  $hm\sigma\varphi$  dagegen zum Sexualverhalten.

Hier sei hingewiesen auf eine weitere Variante des Hochmachens ( $hm\varphi j$ ), die im Mutter-Kind-Verhalten mit der Mutter als Akteur und dem Jungtier als Rezeptor auftritt (S. 136).

#### ZAEHNEWETZEN (zw):

Beschreibung: Der Unterkiefer wird 1 bis 4 mal pro Sekunde hin- und herbewegt, wobei ein metallisch klingendes, rhythmisches Geräusch geringer Lautstärke entsteht.

Bemerkungen: DUBOST (1975) beschreibt das gleiche Element bei *H. aquaticus* und bezeichnet es als Drohverhalten, während RALLS et al. (1975) bei *T. napu* "side to side chewing" während aggressiver Interaktionen und im Sexualverhalten festgestellt haben.

*T. javanicus* zeigt dieses Element in einer Vielzahl von Situationen, die verschiedenen Funktionskreisen zuzuordnen sind. Ausser für Zähnewetzen (zw) im Komfort- und im Futtererwerbsverhalten, wo es wahrscheinlich der Reinigung der Zähne dient, gilt für alle übrigen Situationen, dass das ausführende Tier erregt ist. Eine Reaktion, wie Ausweichen (awa, aws), konnte in keinem Fall beobachtet werden, weshalb die Vermutung naheliegt, Zähnewetzen (zw) sei ein Element des Arousals und diene in erster Linie der Selbstversicherung. Zähnewetzen (zw) nach Lecken des eigenen Penis (pl), Harntrinken (hat) und Flehmen (fl) hat vielleicht die Funktion, aufgenommene Pheromone eingehender zu prüfen, wie dies bei *Ailurus fulgens* für das Element Leerkauen vermutet wird (KELLER 1977).

Tab. 7: Funktionskreise und Situationen, in denen Zähnewetzen (zw) auftritt.

x<sup>1</sup>: Einzelbeobachtungen

| Funktionskreis                       | Situation                                                                                                        | Auftreten von zw<br>obligat. fakultat. |
|--------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
| aggressives Verhalten                | vor, während und nach aggressiven Interaktionen mit ♀♀<br>während der Konfrontation zweier ♂♂ vom Ueberlegenen   | x<br>x <sup>1</sup>                    |
| Sexualverhalten                      | während intensivem sexuellen Treiben<br>nach Lecken des eigenen Penis<br>nach Harntrinken bei ♀♀<br>nach Flehmen | x<br>x<br>x<br>x                       |
| exploratives Verhalten               | nach Einbringen in ein neues Gehege                                                                              | x                                      |
| Futtererwerbsverhalten               | nach Fressen von Erde oder Torf                                                                                  | x                                      |
| Komfortverhalten                     | nach Lecken und Kämmen des eigenen Felles                                                                        | x                                      |
| Feindvermeidung                      | nach Störung durch den Menschen (Reinigungsarbeiten)                                                             | x                                      |
| nicht einzuordnendes Sozialverhalten | Anwesenheit eines Neugeborenen<br>Anwesenheit eines toten Artgenossen                                            | x <sup>1</sup><br>x <sup>1</sup>       |

#### SCHNAUBEN (sb):

Beschreibung: Schnauben (sb) wird ausgeführt im Stehen (st). Dabei nimmt das Tier eine extreme Vorne hoch (vh)- Position ein und

richtet die Ohren auf (oa). Die Nasenöffnungen sind zu Schlitzzen verengt. Es entsteht ein leise fauchendes Geräusch.

Bemerkungen: Während aggressiven Interaktionen und heftigem sexuellen Treiben vom ♂ und beim Herausnehmen des Jungtieres aus dem Käfig (zum Impfen und Wägen) vom Muttertier geäußertes Drohelement.

T. napu stiess während einer heftigen Attacke ein Geräusch aus, das RALLS et al. (1975) mit "growl like a fighting cat, raucous shriek and gravelly roar" umschrieben wurde. Möglicherweise handelt es sich hier um homologe Vokalisationen.

#### 6.3.3.3. Reaktionen im aggressiven Verhalten

AUSWEICHEN WAEHREND AGGRESSIVER INTERAKTIONEN (awa): Sammelement

Beschreibung: Das Ausweichen (awa) kann gehend (ge), trabend (tra), galoppierend (ga) oder mit einem Prellsprung (psp) nach vorne, hinten oder zur Seite (alle vier Extremitäten heben gleichzeitig vom Boden ab und setzen wiederum im selben Augenblick auf) geschehen. Besonders zu erwähnen sind die plötzlichen Richtungswechsel (Abb. 18) während des Ausweichens bei einer Verfolgung (vf) sowie die Variante Uberspringen (üsp) eines Artgenossen. Im letzteren Fall entzieht sich ein Kleinkantschil einer aggressiven Interaktion, indem er mit einem Sprung von 30-40 cm Höhe und 1 m Weite über das aggressive Tier hinwegspringt, was gehäuft an engen Käfigstellen zu beobachten ist, wo ein seitliches Ausweichen nicht möglich ist.

Die Ohren des ausweichenden Tieres sind immer zurückgelegt. Der Schwanz wird meist mindestens einmal hochgeschlagen und wieder nach unten geklappt (sk), manchmal sogar auf den Rücken umgelegt, wie dies

z.B. bei *Gerenuks* (*Litocranius walleri*) beobachtet wurde (LEUTHOLD 1971; WALTHER 1961).

Bemerkungen: Die Funktion all dieser Varianten ist das Entkommen des ausweichenden Kleinkantschils vor dem Aggressor. Die gleichen Verhaltensweisen werden eingesetzt bei Störungen durch den Menschen und, was im Zoo nicht beobachtet werden konnte, mit Sicherheit auch bei Verfolgung durch artfremde Feinde.

Das Ueberspringen eines Artgenossen (üs) ist vielleicht die Quelle einer interessanten malayischen Legende: Kleinkantschile sollen sich Verfolgungen entziehen, indem sie sich mit ihren Eckzähnen an Zweigen von Bäumen und Büschen aufhängen und so eine hängende Frucht vortauschen (HOOGERWERF 1970; WHITTOW 1976).

#### FLUCHTHEMMUNG WAEHREND DES GEBISSENWERDENS (fh):

Beschreibung: Während ein Kleinkantschil in den Kopf, die Ohren oder den Hals (Zonen 1 und 2 der Abb. 17) gebissen (be) wird, nimmt er extreme Vorne tief-Position (vt) ein. Die Vorderextremitäten sind etwas nach aussen gestellt und eingeknickt, der Schwanz ist untergeschlagen. Die Ohren werden zurückgelegt (og), die Augen zugekniffen. Manchmal zeigt das Tier in dieser Situation das Element Mundwinkelziehen (mwz) (Abb. 23).

Die Körperhaltung als Ganzes kann am treffendsten mit "Erstarren" umschrieben werden.

Bemerkungen: Die Hemmung (fh), während des Gebissenwerdens zu entfliehen, konnte ich nur bei ♂♂ beobachten.

Erstarrt ein gebissenes Tier (fh), lässt der Beissende nach 2-4 weiteren Bissen von seinem Partner ab und entfernt sich. Versucht ersteres jedoch zu entkommen, beisst der Aggressor in die nächstliegende Stelle, meist in den Rumpf oder die durch das Dermalschild geschützte Region

(Zonen 3 und 4 in Abb. 17), was bis zu 10 cm lange, kahle Fellstellen verursachen kann.

Die biologische Bedeutung dieses Verhaltens ist vermutlich folgende: Durch Verharren an Ort stechen die verlängerten oberen Eckzähne des beissenden ♂ wohl in die Haut oder das Fell ein, Schnittwunden in den Ohren, am Kopf und Hals, wie sie bei *T. napu* und *H. aquaticus* häufig sind (RALLS et al. 1975; DUBOST 1975), können aber vermieden werden. Die in Abb. 12 gezeigte Schnittwunde zwischen Auge und Ohr des ♀ 209 ist wahrscheinlich auf eine Fehleinschätzung der Lage zurückzuführen, indem es während des Beissens von ♂ 202 keine Fluchthemmung (fh) zeigte und die cutane Verletzung durch einen Sprung, mit eingeschlagenem Caninus sup. von ♂ 202, selbst verursacht. Fluchthemmung (fh) wird von keinem weiteren Traguliden beschrieben (DUBOST 1965, 1975; KIRCHSHOFER 1961; RALLS et al. 1975).

#### MUNDWINKELZIEHEN (mwz): Abb. 23 A und B

Beschreibung: Durch maximales Öffnen der Lippen im Bereich der Mundwinkel werden, bei sonst geschlossenem Maul, Caninus und Prämolaren des Oberkiefers und die letzteren des Unterkiefers sichtbar. In dieser Haltung verharret der Akteur für wenige Sekunden mit zurückgelegten Ohren (og).

Bemerkungen: Mundwinkelziehen kann als Antwortverhalten auf soziale Belästigung (WALTHER 1968) interpretiert werden. Es wird immer vom Belästigten gezeigt, der in keinem Fall als nächstfolgendes Element ein aggressives ausführt. Eine Reaktion des Belästigenden auf Mundwinkelziehen (mwz) des Partners konnte ich nicht beobachten.

Als einzigen Hinweis in der Literatur fand ich bei DAKKUS (1932) folgende Schilderung:

Mit hochgezogenen Lippen drehten sich die Tiere umeinander und versuchten, den Kopf, den sie zur Seite gedreht hielten, mit blitzschnellen Bewegungen unter den Bauch des anderen zu stoßen.



A



B

Abb. 23 A und B: Mundwinkelziehen (mwz) von ♀ 4 (23 A, oben) und ♂ 20 (23 B, unten), ein einmaliges Verhalten unter Wiederkäuern.

Es handelt sich hier um einen Ausschnitt der bereits mehrfach zitierten Beschreibung eines Kampfes zwischen zwei ÓÓ mit tödlichem Ausgang. Ob dieses von DAKKUS (1932) beobachtete Element mit dem von mir registrierten mwz übereinstimmt, ist fraglich, zumindest sind die Motivationen verschieden.

Diese Verhaltensweise erinnert stark an das Zähnezeigen der Caniden (SCHENKEL 1947; eig. Beob.) in der Ueberlagerung höchster Fluchtbereitschaft mit maximaler Aggression.

#### 6.3.4. Aggressive Interaktionen in einer etablierten Gruppe

Anhand der beiden Elemente Beissen (be) und Angriffsintention (agi) soll geprüft werden, gegen wen aggressive Interaktionen gerichtet sind. Die verwerteten Daten stammen von der bereits im soziopositiven Verhalten bearbeiteten Testgruppe, bestehend aus Ó 202, ♀ 4, ♀ 17 und ♀ 209 (Jungtier).

Aus den Soziogrammen (Abb. 24 und 25) können die folgenden Schlüsse gezogen werden: Als Akteur überwiegt Ó 202. ♀ 4 zeigt aggressive Verhaltensweisen in sehr geringem Mass. ♀ 17 und das Jungtier ♀ 209 treten in keinem Fall als Akteure auf. ♀ 17 ist mit grossem Abstand der wichtigste Rezeptor. ♀ 4 folgt als Empfänger von Bissen (be) durch Ó 202, das wie das Jungtier ♀ 209 nur ausnahmsweise aggressiv behandelt wird.

Die biologische Bedeutung der Verteilung aggressiver Interaktionen auf die Mitglieder der Gruppe ist nicht klar ersichtlich; insbesondere die Bevorzugung von ♀ 17 durch Ó 202 beim Anbringen von Bissen (be) und bei den Angriffsintentionen (agi) gibt erhebliche Probleme in der Interpretation auf.

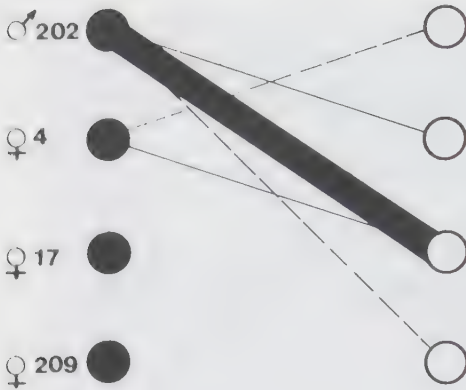


Abb. 24:

Soziogramm für das Element  
"Beissen (be)". n = 210

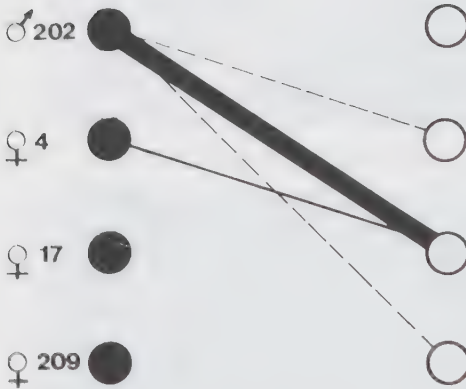


Abb. 25:

Soziogramm für das Element  
"Angriffsintention (agi)".  
n = 163

Im Freiland geht die Gruppengrösse vielleicht nicht über 3 Tiere, ein ♂, ein ♀ und sein Jungtier, hinaus. Ein überzähliges Tier wie ♀ 17 könnte durch aggressive Interaktionen aus der Gruppe vertrieben werden. Ein Indiz für diese Vermutung gibt das Verhalten von ♂ 202 gegenüber dem subadulten ♀ 209 nach dem Umsetzen der Gruppe in EH-links:

Auch hier richtete sich die überwiegende Mehrzahl der Elemente Beissen (be) und Angriffsintention (agi) gegen dieses ♀, das nach Entfernen von ♀ 17 aus der Gruppe dessen Stellung als überzähliges Tier offenbar übernahm. ♀ 209 starb im Alter von 13 Monaten in völlig abgemager-tem Zustand ohne ersichtliche Krankheitserscheinungen (festgestellt durch

Sektion, METTLER briefl.), obwohl immer genügend Futter zur Verfügung stand. Dadurch kam der Verdacht auf, Stress sei die Ursache dieses Todesfalls (CHRISTIAN 1960). Die aggressiv behandelten ♀♀ haben im Zoo keine Möglichkeit, sich aus der Gruppe zu entfernen, weshalb die grosse Zahl aggressiver Interaktionen vermutlich haltungsbedingt ist.

Weibliche Kleinkantschile untereinander zeigen selten aggressives Verhalten. In den wenigen Fällen, die registriert wurden, war immer das ältere, konstitutionell grössere und wahrscheinlich auch schwerere ♀ 4 der Akteur, was mit den Ergebnissen von DUBOST (1975) für *H. aquaticus* übereinstimmt.

Bisse (be) und Angriffsintentionen (agi), die ♂ 202 gegenüber ♀ 4 äusserte, stehen im Zusammenhang mit dem Sexualverhalten. Das ♂ biss (be) ♀ 4 insgesamt 8-mal in den Kopf und den Hals (Zonen 1 und 2 in Abb. 17), nachdem es sich wiederholt einer Kopulation (kp) entzogen hatte. *T. javanicus* weist also in seinem Sexualverhalten aggressive Komponenten auf, was mit *T. napu* und *H. aquaticus* nicht übereinstimmt (DUBOST 1975; RALLS et al. 1975).

In einem Fall biss ♂ 202 das Jungtier ♀ 209: ♀ 17 vermochte einem Angriff (ag) von ♂ 202 zu entkommen (awa). Der Aggressor kam unmittelbar neben ♀ 209 zum Stehen (st) und packte mit den Incisivi und Canini inf. im Sinne einer Umorientierung das Fell an der Flanke von ♀ 209. Das Jungtier fiel zu Boden und fiepte (fi) laut. ♂ 202 entfernte sich zähnewetzend (zw).

Besonders zu erwähnen ist ein Fall, in dem ♀ 4 das intensiv markierende ♂ 202 (ip) biss. ♀ 4 war hochträchtig (2 Wochen vor der Geburt) und wich (awi) dem markierenden ♂ 202 (ip) wiederholt aus (S. 101). Plötzlich drehte sich das weibliche Tier um, trabte in einem Bogen zu ♂ 202 und biss es in die Flanke; sichtlich überrascht führte ♂ 202 einen Fluchtsprung zur Seite aus (awa).

Auf die gleiche Weise entzog sich  $\sigma$  8 in der Gruppe EH-rechts dem Interramaldrüsenmarkieren (ip, S. 101) durch das junge (5-13 Monate) und konstitutionell kleine  $\sigma$  20 (zu vgl. mit Beissen aus dem Liegen, S. 50).

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass *T. javanicus* über ranganzeigende Haltungen (vh, vt, oa, og), verschiedene Stufen aggressiver Aktionen (agi, ag, be, vf, ke, hm $\sigma\sigma$ , hm $\sigma$  $\sigma$ , zw, es, sb), variable Reaktionen (awa) und zwei besonders auffällige Antwortverhalten, fh und zw, verfügt. Trotz zahlreicher Bisse (be) sind Verletzungen die Ausnahme. In einer etablierten Gruppe hat ein adultes  $\sigma$ , das noch nie geboren hatte, die Funktion eines Prügelknaben.  $\sigma\sigma$  untereinander sind verträglich; das ältere und schwerere  $\sigma$  ist dominant über das jüngere und leichtere. Jungtieren gegenüber sind aggressive Interaktionen selten.  $\sigma\sigma$  bringen ihre Angriffe in erster Linie frontal an,  $\sigma\sigma$  dagegen lateral. In kleinen Käfigen sind aggressive Interaktionen häufiger und führen in zahlreicheren Fällen zum Beissen (be). lep ist in den Sequenzen hm $\sigma\sigma$  und hm $\sigma$  $\sigma$  sozionegativ gefärbt, was im Gegensatz steht zur üblichen Interpretation des Sozialen Leckens (lep).

#### 6.4. Markierverhalten

Bei Säugetieren, die in dichter Vegetation leben, ist die optische Kommunikation eingeschränkt. An ihre Stelle treten, neben akustischen, olfaktorische Signale, die in Form von Kot, Harn und/oder Sekret spezieller Drüsen deponiert oder am eigenen Körper getragen werden.

Erste Hinweise auf olfaktorische Signale als Mittel zur Territoriums-markierung und zur Orientierung im Raum stammen von HEDIGER (1944, 1949). Seither sind zahlreiche Arbeiten erschienen, die neben der Bestätigung dieser Funktionen erbrachten, dass Düfte intraspezifisch die folgenden Informationen zu übermitteln vermögen:

Altersklasse, Individual-, Gruppenidentität, Geschlecht, Sexualstatus, Rang, Wechselverlauf, Territoriumsgrenzen, Identifikation des Wohnraumes, Drohen, Warnen, Sich-Verteidigen, Submission, Annäherungsaufforderung, Bedrängnis- und Schmerzanzeigen.

Diese Funktionenliste beruht auf Arbeiten von MUELLER-SCHWARZE (1971, 1972), MYKYTOWYCZ (1970), RALLS (1971), RASA (1973), SCHULTZE-WESTRUM (1965) und THIESSEN und RICE (1976).

#### 6.4.1. Anatomische Grundlagen

SCHAFFER (1940) teilt in seinem Standardwerk über die Hautdrüsenorgane der Säuger von *T. javanicus* mit, Inguinal- und Antorbitaldrüsen fehlten und eine Interramaldrüse (von SCHAFFER Intermandibulardrüse genannt) komme vor.

Aufmerksam geworden auf ein Element des Markierverhaltens (Analfeldmarkieren, am, S. 79) postulierte ich weitere Drüsen, insbesondere im Bereich des Analfeldes. An den ♂♂ 206, 20 und 202 konnten die nachfolgenden Drüsen gefunden werden, die in dieser Arbeit erstmals vorgestellt werden: Paraproktodäal-, Proktodäal-, Subcaudal-, Präputial- und Hodenfelddrüsen. Detaillierte histologische Angaben folgen an anderer Stelle (ROBIN und METTLER, gleichfalls in Vorbereitung).

Bei *H. aquaticus* fand DUBOST (1965, 1975) keine Drüsen des höheren Wiederkäuertyps. Mit der Subcaudaldrüse liegt bei *T. javanicus* eine solche vor, was grobmorphologische Untersuchungen ergeben haben. Exakte histologische Resultate sind noch ausstehend. Bei *T. javanicus* fehlen nicht nur Inguinal- und Antorbitaldrüsen (SCHAFFER 1940), sondern auch Interdigital-, Carpal- und Tarsaldrüsen.

#### 6.4.1.1. Die Interramaldrüse

Als "some what naked, concave subglandular, callous disk, placed between the ramu of the lower jaw" bezeichnete GRAY (1836) die Interramaldrüse von *T. javanicus*. Dieser Drüsenkomplex kommt bei den südostasiatischen Traguliden in ausgeprägter, bei *T. meminna* und *H. aquaticus* in einfacherer Form vor (DUBOST 1965, 1975; SCHAFFER 1940). ♂♂ von *T. napu* und *T. javanicus* tragen erheblich grössere Interramaldrüsen als ♀♀ (BRINKMANN 1911; CADIGAN 1972). Zum Vergleich sind in den Abb. 26 A bis C die Drüsen von ♂ 202 (adult, 3 1/2 Jahre alt), ♀ 8 (adult, 5 Jahre alt) und ♂ 212 (juvenil, 3 Tage alt) dargestellt. An die mit einer Vielzahl von Talg- und Schweissdrüsen besetzten Unterlippen schliesst im distalen Bereich ein Drüsenfeld an. Im Profil betrachtet ist es keilförmig und nimmt von vorne nach hinten an Mächtigkeit zu. Wie die Unterlippen ist es wenig oder kaum behaart. In der Zone der grössten Mächtigkeit stehen 5 (♀ 8, ♂ 206 und ♂ 20) oder 7 (♂ 202) Sinneshaare von 1,0 bis 3,4 cm Länge.

SCHAFFER (1940) untersuchte an zwei fixierten Schädeln von *T. javanicus* die histologische Struktur der Interramaldrüsen. Von einem der Tiere gab er die Dimensionen der Drüse an, die in Tab. 8 mit meinen Ergebnissen verglichen werden.

Tab. 8: Vergleich der Dimensionen von 5 Interramaldrüsen

| Tier     | Länge | Breite<br>in mm | Mächtigkeit | Herkunft        |
|----------|-------|-----------------|-------------|-----------------|
| ♂ 20     | 32    | 15              | 6.0         | Zoo Zürich      |
| ♂ 206    | 26    | 9               | 2.5         | Zoo Zürich      |
| ♂ 202    | 34    | 22              | 5.5         | Zoo Artis       |
| ♀ 8      | 20    | 6               | 1.0         | Zoo Zürich      |
| ♂ oder ♀ | 20    | 8               | 2.0         | Java (SCHAFFER) |



Abb. 26 A bis C: Interramaldrüsen von 3 Kleinkantschilen. A: ♂ 202 adult; B: ♀ 8 adult; C: ♂ 212 juvenil, 3 Tage alt. U Unterlippen, I Interramaldrüsen. Beim Vergleich der Abb. sind die unterschiedlichen Massstäbe zu berücksichtigen.

Unerklärlicherweise konnte SCHAFFER (1940) das Geschlecht der beiden von ihm untersuchten Schädel nicht bestimmen, obwohl auch ihm hätte bekannt sein sollen, dass die ♂♂ von *T. javanicus* verlängerte Canini sup. tragen. Die von SCHAFFER (1940) angegebenen Masse liegen zwischen denen von ♀ 8 und von ♂ 206 (adult, 2 Jahre) was auf ein subadultes ♂ hinweist.

SCHAFFER (1940) gibt eine Uebersicht der Beschreibungen von Inter-ramaldrüsen bei Traguliden. Als Folge der Taxonomieverwirrung (S. 7-8) sind diese Beschreibungen nur schwer einer bestimmten Spezies zuzuordnen. Fest steht, dass die sehr detaillierten Ausführungen von BRINKMANN (1911) nicht den Verhältnissen bei *T. javanicus*, wie SCHAFFER (1940) und DUBOST (1975) von BRINKMANN (1911) übernehmen, sondern jenen bei *T. napu* entsprechen, was durch Massangaben von RALLS et al. (1975) für *T. napu* sowie eine bildliche Darstellung (S. 357) in der gleichen Arbeit bestätigt wird. Als eigentliches Charakteristikum der Interramaldrüsen nennt SCHAFFER (1940) das Auftreten eines dicken Lagers apokriner Drüsen, die in zisternenförmigen Ausführgängen münden.

Das Interramaldrüsensekret ist farb- und für die menschliche Nase geruchlos. Auf nicht mehr benützten Markierstellen kristallisiert es nach einigen Wochen aus. ♂ 206 hatte während des Verendens Sekret in grossen Klumpen (Durchmesser etwa 4 mm) ausgepresst, das sich nach der Austrocknung hellgelb färbte. In vivo ist es dünnflüssig und wird bei ♂♂ durch minimale mechanische Beanspruchung der Drüse abgesetzt. Selbst bei leichtem Berühren eines Tradescantiablattes an der lebenden Pflanze wird die Drüse verformt und Sekret ausgepresst.

#### 6.4.1.2. Drüsen des Analpols

Im Bereich des Analpols konnten nach den bis anhin vorliegenden Ergebnissen vier verschiedene Drüsenformationen lokalisiert werden. Dem

Endabschnitt des Rectums anliegend ist ein Drüsenring, dessen Mündungen im Bereich des Uebergangs von der rectalen Schleimhaut und der Cutis des Anus vermutet werden. Diese Formation ist der von DUBOST (1965, 1975) bei *H. aquaticus* beschriebenen Paraproktodäaldrüse vergleichbar. An diesen Drüsenring schliesst sich distal die Proktodäaldrüse an, die aus modifizierten holo- und apokrinen Drüsen besteht und deren zahlreiche Ausführgänge im wenig behaarten Analfeld liegen. Ventral folgt ein Drüsenfeld beachtlicher Grösse, das eine Vielzahl von Talg- und Schweissdrüsen enthält (Abb. 27 B). Das Sekret fliesst zwischen die Haut des Hodenfeldes und das Scrotum, soweit dieses nicht durch das 1 cm breite Ligament mit dem Körper verbunden ist. Ein entsprechendes Drüsenfeld fehlt bei *H. aquaticus* (DUBOST 1965, 1975). Die Subcaudaldrüsen sind als längliche, paarige Gebilde der Schwanzwirbelsäule seitlich/unten anliegend und weisen eine Länge von ca. 1,5 cm auf.

Die Funktionen der verschiedenen Drüsen können noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Nach Meinung von DUBOST (1965, 1975) beschichten die Paraproktodäaldrüsen den Kot, wenn er die Zone mit den Drüsenausführgängen passiert. Die Proktodäaldrüsen produzieren ein Sekret, das während des Elementes Analfeldmarkieren (am) am Boden deponiert wird. Durch die Reibung des Scrotums am Hodenfeld während des Gehens (ge) und Analfeldmarkierens (am) wird das Sekret der Hodenfelddrüsen ausgepresst und dünnsschichtig verteilt. Ueber die Funktion der Subcaudaldrüsen kann spekuliert werden. Möglicherweise liefern sie eine Duftkomponente, die während des Elementes Schwanzklappen (sk) im Luftraum verteilt wird.

In Abb. 27 ist die Analregion von ♂ 206 dargestellt. Abb. 27 B zeigt die Innenseite der abgezogenen Haut dieser Region (Rectum, Paraproktodäaldrüsen und Subcaudaldrüsen sind hochgeklappt. Scrotum und Nebenhoden sind durch die Haut verdeckt). Die Angaben über diese Drüsen des Analpols sind als vorläufige Mitteilung zu betrachten; es ist nicht das Ziel dieser Arbeit, exakte histologische Ergebnisse vorzulegen. Vielmehr ist ersichtlich, dass die Verhaltensforschung Anlass zu anatomischen Ent-

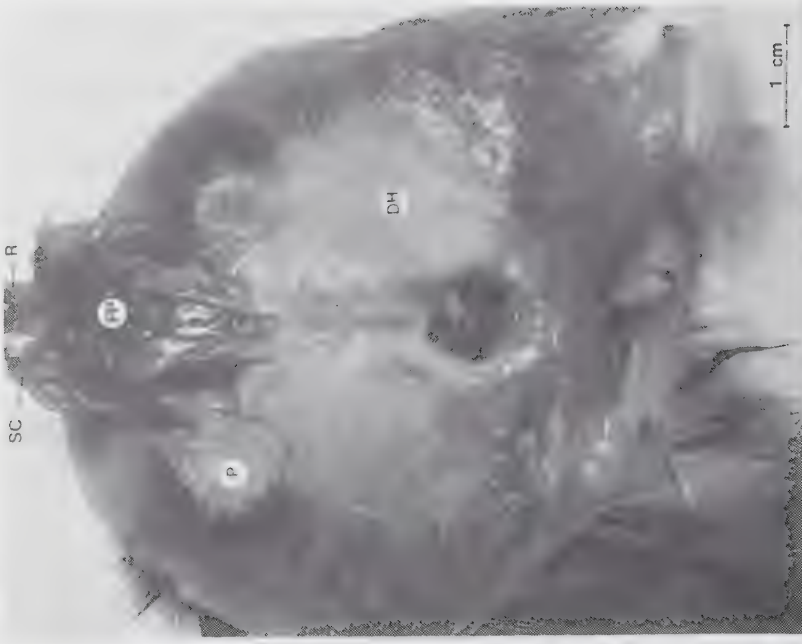


Abb. 27 A (links) und B (rechts): Analfeld von ♂ 206 von aussen (27 A) und die gleiche Zone von ♂ 202 von innen (27 B)

A Anus, AF Analfeld, D ausgepresstes Drüsensekret, DH Drüsen des Hodenfeldes, E Epididimys, P Proktodäldrüsen, PP Paraproktodäldrüsen, R Rectum, SC Subcaudaldrüsen, T Testes

deckungen sein kann: Aufgrund des Elementes Analfeldmarkieren (am) wurde das Vorkommen von Drüsen in dieser Zone postuliert und bestätigt.

#### 6.4.1.3. Die Präputialdrüse



Als weitere Drüse fand ich am Präputium eine Formation von 3,0 bis 3,5 cm Länge, 0,7 bis 1,6 cm Breite und 0,5 bis 0,6 cm Mächtigkeit, die wenig behaart ist und eine grössere Zahl von Talg- und Schweissdrüsen enthält als die normale Haut. An der Oberfläche konnte kein Sekret festgestellt werden. DUBOST (1965, 1975) beschreibt bei *H. aquaticus* eine ähnliche, etwas weniger längliche Drüse am Präputium, die jedoch ausschliesslich aus Schweissdrüsen besteht und ein dünnflüssiges Sekret absondert, das vom rinnenden Harn mitgeschwemmt wird.

Abb. 28: Präputialdrüse von ♂ 202

#### 6.4.2. Elemente des Markierverhaltens

HARNEN (ha): Abb. 29 A und B

Beschreibung: ♂♂ und ♀♀ harnen (ha) in unterschiedlichen Stellungen. ♂♂ stellen ihre Hinterextremitäten in individuell unterschiedlichem Mass nach hinten, strecken ihren in Normalhaltung kyphotisch gekrümmten Rücken und nähern so die Präputialzone der Bodenoberfläche. Der senkrecht nach unten weisende Schwanz führt zuckende Bewegungen aus, deren Ausschlag an der Schwanzspitze etwa 1 cm ausmacht.

♀♀ stellen die Hinterextremitäten alternierend zurück, senken die Anal-Genitalzone gegen den Boden und heben den Schwanz senkrecht nach oben. Gegen Ende des Harnens (ha) wird der Schwanz unter zuckenden Bewegungen in die Normalstellung gebracht. Harnen (ha) wird beendet mit Schwanzklappen (sk).

Während der Miktion nach einer Inaktivitätsphase fließt bei ♂♂ der Strahl dünn und kontinuierlich (Entleerungsharnen). Tritt Harnen (ha) während einer Aktivitätsphase auf, fließt der Urin in unterbrochenem Strahl oder tropfenweise (Harntropfeln).

Bei nicht-östrischen ♀♀ ist der Harnstrahl dick und kontinuierlich. Oestrische ♀♀ harnen häufiger, ihr Harnstrahl fließt unterbrochen. Im Extremfall wird sogar die Harnstellung ohne Harnabgabe eingenommen.

Bemerkungen: Vor dem Harnen (ha) wird der Platz olfaktorisch kontrolliert (rig). Nach dem Harnen (ha), bevor ein Element der Lokomotion folgt, sichern (si) Kleinkantschile. Während der Miktion können ♂♂ zähnewetzen (zw) und beide Geschlechter sich lecken (sle). In zwei Fällen harnte (ha) ein ♀ nach Betreten des Käfigs durch Menschen, was bei verschiedenen Artiodactyla vorkommt (ALTMANN 1969).



Abb. 29 A: Harnendes ♂ 202



Abb. 29 B: Harnendes ♀ 4

Es ist anzunehmen, dass auch bei *T. javanicus*-♂♂ mit dem Harn Sekret-partikel von der Präputialdrüse abfließen, wie dies DUBOST (1965, 1975) für *H. aquaticus* beschreibt. Der Urin von ♀♀ gibt Auskunft über den fortpflanzungsphysiologischen Status (zu vergleichen mit den Elementen Harn-riechen (har) und Harntrinken (hat), S. 110).

#### KOTEN (ko) Abb. 30 A und B

Beschreibung: Zum Koten (ko) stellen ♂♂ die Hinterextremitäten nur wenig nach hinten, krümmen den Rücken stark kyphotisch, ziehen den Hals etwas gegen den Rumpf, sträuben das Fell und halten den Schwanz in einem Winkel von ungefähr  $45-90^{\circ}$  zur Senkrechten.

♀♀ senken den Analpol etwas weniger als beim Harnen (ha), die Hinterextremitäten stehen näher zusammen und der Schwanz wird in einem Winkel zwischen  $45$  und  $180^{\circ}$  zur Senkrechten getragen. Die Haltungen der Geschlechter während des Kotens (ko) sind sich ähnlicher als jene beim Harnen (ha).

Bemerkungen: Vor dem Koten wird einer der Kotplätze aufgesucht und olfaktorisch kontrolliert (rig). Liegt diese Stelle in einer Ecke, dreht sich das Tier um  $180^{\circ}$ ; in den übrigen Fällen geht (ge) es in der Annäherungsrichtung etwas 25 cm weiter und stellt sich wie oben beschrieben hin. Häufig folgt dann das Element Treten (te): Alternierend heben und senken sich die Hinterextremitäten und stellen wieder an der Ausgangsposition ab. Gleichzeitig bewegt sich der Schwanz in langsamen seitlichen Bewegungen (sd). Dadurch wird offenbar Kot in das Rectum gepresst.

Neben dem bereits beschriebenen Koten (ko) tritt bei ♂♂ eine Defäkation während des Gehens auf (gko). Das ♂ geht (ge) in Normalhaltung und dreht den Schwanz seitlich aus der Senkrechten (sd). Dann bleibt es für Sekundenbruchteile stehen (st), hält den Schwanz waagrecht und geht (ge) dann schwanzklappend (sk) weiter. Zurück bleiben 1-3 Kot-



Abb. 30 A: Kotendes ♂ 202



Abb. 30 B: Kotendes ♀ 209

pillen. Diese Variante ist derart unauffällig, dass sie quantitativ nicht zu erfassen war.

#### INTERRAMALDRUESENMARKIEREN AN GEGENSTAENDEN (ig):

Abb. 31



Abb. 31: ♂ 202 markiert mit der Interramaldrüse (ig) eine Bohne

**Beschreibung:** Mit einer nickenden Bewegung des Kopfes bringt das ♂ die Interramaldrüse in parallele Position zum Substrat und fährt dann mindestens einmal über den Gegenstand.

**Bemerkungen:** Häufig markierte Stellen überstreicht ein ♂ während des Gehens (ge) in Sekundenbruchteilen ohne Unterbruch der Lokomotion.

Selten oder erstmals markierte Gegenstände werden zuerst olfaktorisch geprüft (rig, Unterbruch der Lokomotion, S. 80). Anschliessend überstreicht das ♂ die Fläche mit seiner Interramaldrüse unter gleichzeitigem, schnellem Hin- und Herbewegen des Kopfes.

Bei *T. napu* markieren, im Gegensatz zu *T. javanicus*, ♂♂ und ♀♀ mit der Interramaldrüse (ig; RALLS et al. 1975). *T. meminna* und *H. aquaticus* zeigen kein ig, was damit erklärt wird, dass deren Drüsen noch wenig entwickelt sind, was als primitives Merkmal gilt (DUBOST 1965, 1975; KIRCHSHOFER 1961). Auf den Einsatz der Interramaldrüsen am Partner wird im Kapitel über das Sexualverhalten eingegangen (S. 100).

ANALFELDMARKIEREN (am): Abb. 32



Abb. 32: Analfeldmarkieren von ♂ 20. Zu beachten ist der hochgeklappte Schwanz.

**Beschreibung:** Das ♂ unterbricht die laufende Tätigkeit, steht während ca. 1 Sek. unbeweglich, klappt dann den Schwanz auf den Rücken und setzt sich sehr langsam. Dann drückt es das Analfeld mit arhythmischen Bewegungen von 1 bis 3 Sek. Dauer gegen den Boden. Das Element als Ganzes dauert 5 bis 20 Sek., in einem Fall länger als 3 Minuten. Die Ohren des markierenden ♂ sind immer angelegt (og). Während am kann das ♂ mit den Zähnen wetzen (zw).

**Bemerkungen:** Dieses Element stellt unter den Ruminantia ein Unikum dar. Selbst bei den übrigen Traguliden ist kein vergleichbares Verhalten bekannt (DAVIS 1965; DUBOST 1965, 1975; KIRCHSHOFER 1961; RALLS et al. 1975). EISENBERG und LOCKHART (1972) beobachteten bei *Sus scrofa* ein vielleicht homologes Element: Die Tiere setzten sich und schleiften das Analfeld über das Substrat. FRAEDRICH (1965) bezeichnet dieses Verhalten als Sitzrutschen und versteht es als Beseitigung von Reizen in der Analregion.

Analfeldmarkieren (am) tritt in vielen, verschiedenen Situationen auf:

- in ungestörter Umwelt
- in Erregung: während Einbringen in einen neuen Käfig  
nach Veränderung des Käfigs (Austausch der Bodenbedeckung)  
nach Kopulationsverweigerung durch das ♀  
nach Konfrontation mit einem neuen Partner  
während der Anwesenheit eines toten Artgenossen

Es gehört, wie das Zähnewetzen (zw) mit grösster Wahrscheinlichkeit in den Motivationskreis des Arousals (zu vergleichen mit dem Element Trommeln, tr, S. 93), und ist bei Tieren, die es auch in ungestörter Umgebung regelmässig zeigen, vermutlich gefangenschaftsbedingt hypertrophiert (HEDIGER 1954; FIEDLER 1957).

**RIECHEN AN GEGENSTAENDEN (rig):** Abb. 33

**Beschreibung:** Kleinkantschile suchen während des Gehens stetig nach Fressbarem. Damit dieses Suchen zum definierten Riechen an Ge-

genständen wird (rig), ist ein Unterbruch der Lokomotion notwendig. Riechen kommt im Stehen (st), Liegen (li) und Hocken (ho) vor.

Bemerkungen: Durch Riechen an markierten Objekten, an Kot und Harn kann sich ein Tier wahrscheinlich informieren über den olfaktorisches Eigennamen (HEDIGER 1976) eines Partners, dessen physiologischen Zustand und über den Zeitpunkt, zu dem eine Marke gesetzt worden ist (LEYHAUSEN und WOLFF 1959).

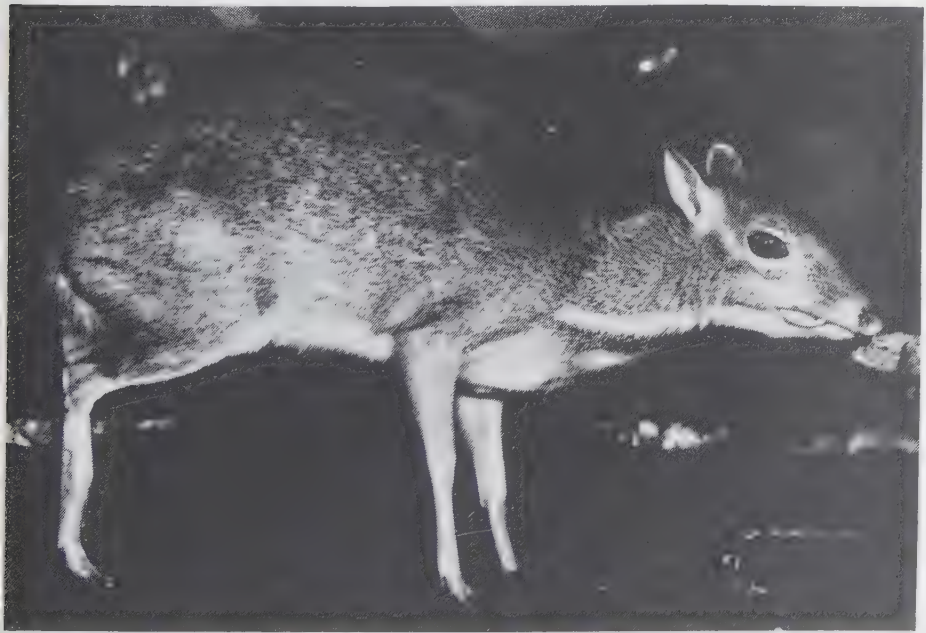


Abb. 33: ♂ 20 riecht an einer eigenen Markierstelle (rig)

LECKEN AN GEGENSTAENDEN (leg): Abb. 34

Beschreibung: Ein Kantschil überstreicht mit der Oberseite der Zunge ein- oder mehrmalig ein Objekt. Dabei trägt er den Kopf etwas schräg. Nach jedem Ueberstreichen zieht er die Zunge ins Maul zurück.



Abb. 34: ♂ 2 leckt an einem markierten Ast (leg)

Bemerkungen: Dem Lecken (leg) geht immer Riechen (rig) voraus. Mit der Zunge bearbeitet werden Futter- und Trinkgefässe, Glasscheiben, Käfigwände, Aeste, Blätter, saftende Futterstücke (Orangen) und Kot von Flughunden.

Nur wenn ein Gegenstand ausschliesslich zur Deponierung von Intermaldrüsensekret (ig) verwendet wurde, konnte das Lecken an diesem Objekt in sicheren Zusammenhang mit der Marke gebracht werden, wie dies in Abb. 34 der Fall ist, wo  $\varnothing$  2 an einem mit Drüsensekret beschmierten Ast leckt (leg). Die biologische Bedeutung dieses Leckens an Gegenständen (leg) sehe ich in einer Verstärkung des olfaktorischen bzw. gustatorischen Reizes, wie ich es bereits beim sozialen Lecken (lep) postuliert habe (S. 29).

#### FRESSEN (fr):

Beschreibung: Ein Futterstück wird zuerst olfaktorisch kontrolliert (rig), dann mit dem Maul aufgenommen, sehr schnell gekaut und abschliessend geschluckt.

Bemerkungen: Im Zusammenhang mit dem Markierverhalten tritt Fressen (fr) dann auf, wenn ein  $\sigma$  in einen neuen Käfig gebracht wird. Unmarkierte und markierte Gegenstände werden in äusserster Hast aufgenommen, manchmal geschluckt und zum Teil wieder ausgespuckt. Es macht den Anschein, dass dieses Fressen (fr) einer Uebersprungshandlung gleichkommt, weil die Endhandlung, das Ueberführen von Nahrung in den Magen, nur in einem Teil der Fälle ausgeführt wird, das Fressen (fr) überaus hektisch abläuft und in der normalen Futteraufnahme nicht wahllos pflanzliche Materialien wie Aestchen, Blätter, Torf ins Maul genommen werden. Vielleicht prüft das erregte Tier mit der Aufnahme dieser Objekte den Geschmack der Umgebung oder verstärkt, falls der Gegenstand markiert ist, seinen Individualgeruch, was zu erhöhter Selbstsicherheit führen könnte (EWER 1976).

### 6.4.3. Markierstellen

Bei einer Tierart, die über derart viele Möglichkeiten zur Deponierung von Geruchsstoffen verfügt wie der Kleinkantschil, stellt sich als erstes die Frage, wo welche Marken angebracht werden.

#### 6.4.3.1. Kot- und Harnstellen

Erfolgt die Kot- und Harnabgabe lokalisiert oder diffus (HEDIGER 1942)? Für die Prüfung dieser Frage geeignet ist der Käfig EH-links, weil er über eine grosse Fläche (24 qm) verfügt und eine Unterscheidung zwischen lokaler und diffuser Miktion und Defäkation ermöglicht.

In die Betrachtungen nicht einbezogen ist die Variante Koten während des Gehens (gko) (S. 76).

In den Abb. 35 A bis C sind von ♂ 202, ♀ 4 und ♀ 209 je 30 Kot- und Harnabgabestellen eingetragen.

Bei allen Tieren trat die Deponierung von Kot örtlich geballt auf, am ausgeprägtesten bei ♀ 4, das 27-mal an der gleichen Stelle defäzierte. Die beiden anderen Gruppenmitglieder benützten mehrere Kotplätze, die, mit wenigen Ausnahmen, mehrmals frequentiert wurden. Jedes Tier besass eine bis zwei Stellen, die es exklusiv zum Koten (ko) aufsuchte. ♂ 202 und ♀ 209 defäzierten in den Beobachtungseinheiten I und II an zwei gemeinsamen Plätzen, doch weist die alleinige Benützung der Stellen III und IV durch ♀ 209 auf beginnende Exklusivität hin.

Die Ballung der Miktionsstellen in den Beobachtungseinheiten I und II, zu der alle Gruppenmitglieder beitragen, steht im Zusammenhang mit dem Futtererwerbsverhalten.

Wie aus den Abb. 35 A bis C ersichtlich ist, befindet sich das Futtergefäss für die Kantschile in II. Ueber der Einheit I hängen die Frühstücksgeschirre für die im gleichen Käfig lebenden Flughunde (Pteropus

EH-links: 1 *Allocasia uninci*, 2 *Ficus spec.*, 3 *Dracaena spec.*, 4 *Aechmea fasciata*, 5 Wassergefäße, 6 Futtergefäße, 7 Schlafbäume und 7a Futterbaum der Flughunde, 8 Wurzeln, 8 Wurzeln, 1-VI Beobachtungseinheiten im Gehege, Dimensionen 15 x 1, 6 m



Abb. 35 A-C: Je 30 Kot- und Harnabgabestellen von ♂ 202 (A), ♀ 4 (B) und ♀ 209 (C).

Kleine Punkte entsprechen je einer Kotabgabe; der grosse Punkt in C entspricht 27 Kotabgaben. Die Dreiecke symbolisieren je eine Harnabgabe.

lylei und *Pteropus giganteus*), deren zu Boden gefallene Futterreste und Kothaufen von den Kantschilen systematisch gesucht und gefressen (fr) werden. Es handelt sich hier um ein Beispiel für Kommensalismus, wie es NAGEL und LOHRI (1973) und SCHALLER (1967) zwischen Hanumann-Languren (*Presbytis entellus*) und Axishirschen (*Axis axis*) beobachtet haben. Durch diese Futterquellen angezogen, halten sich die Tiere während der Nahrungssuche überwiegend in den Beobachtungseinheiten I und II auf und harnen (ha) dort in der Folge gehäuft. In der Nähe der bevorzugten Liegestellen, die sich um den in der Beobachtungseinheit VI plazierten Wurzelstock anordnen, entleeren sich die Kantschile, was die Konzentrationen von mehreren Miktionsstellen in den Einheiten V und VI erklärt.

Die Harnstellen von ♂ 202 decken sich weitgehend mit seinen Kotstellen, während sich bei ♀ 4 die beiden Plätze nur ausnahmsweise überschneiden. Bei ♀ 209, das zur Zeit der Datenaufnahme zwischen 4 und 7 Monate alt war, traten beide Varianten auf. Die Trennung von Kot- und Harnstellen war bei diesem Tier offensichtlich noch unvollständig gereift. Um diese Vermutung sowie die Frage nach der exklusiven Benützung von Kotstellen zu überprüfen, wären Beobachtungen zur Ontogenese des Kotens und Harnens bei mehreren ♀♀ unterschiedlichen Alters im gleichen Käfig notwendig.

Lokale Kot- und Harnabgabe, wie sie bei *T. javanicus* in unterschiedlich ausgeprägtem Mass zu beobachten ist (Abb. 35 A und C), drängt den Schluss auf, es handle sich hier um territoriales Verhalten. Bei *H. aquaticus* können sich aber zumindest die Defäktionsgewohnheiten ändern:

Während Tiere im Freiland ihren Kot diffus absetzen, gewöhnen sie sich nach kurzer Zeit der Haltung in Gehegen an, lokal zu koten, was zweifelsfrei als Gefangenschaftseinfluss zu interpretieren ist (DUBOST 1975).

Nach DUBOST (1975) überharnen ♂♂ von *H. aquaticus* alles, was ihnen geruchlich auffällt, beispielsweise Liegeplätze von ♀♀, Eingänge in neue Gehege, Kot- und Harnplätze. Dieses ausgeprägte Verhalten trifft für *T. javanicus* auf den grossen Harnplatz in den Beobachtungseinheiten I und II zu und ist auch in kleinen Käfigen (EH-rechts und KK) zu beobachten. Die übrigen oben aufgezählten Stellen werden jedoch nicht mit Harn imprägniert.

#### 6.4.3.2. Mit der Interramaldrüse markierte Stellen

Eingewöhnte und ungestörte ♂♂ bevorzugen Gegenstände mit bestimmten Eigenschaften, um das Sekret der Interramaldrüse zu deponieren. Die bestrichenen Stellen befinden sich 5 bis 15 cm über der Bodenoberfläche; sie liegen mehr oder weniger waagrecht und sind glatt. Ihre Ausdehnung ist unterschiedlich. Diesen Kriterien entsprechen die Ränder von Futter- und Wassergefässen, hervorragende Teile von Wurzelstöcken und waagrecht verlaufende Aeste von Sträuchern. Im Käfig EH-rechts verfügt auch der Durchgang zur Schlafboxe über diese Eigenschaften. In requisitenarmen Käfigen (KK) wird als Ersatz die senkrechte Wand markiert (Fläche der beschmierten Stelle: Oval von ca. 6 x 10 cm).

Zu Beginn der Aktivitätszeit beriechen (rig) ♂♂ die regelmässig markierten Gegenstände kurz und markieren sie dann (ig). Nach 15 bis 20 Minuten Aktivität überstreichen sie die Gegenstände während des Gehens ohne olfaktorisch zu kontrollieren.

Selten oder erstmals markierte Objekte weisen zum Teil wesentlich andere Eigenschaften auf: heruntergefallene Futterstücke und Aestchen, grüne Pflanzen, dürre Blätter oder Kot von Flughunden. Diese Gegenstände bleiben jeweils nur kurze Zeit im Käfig, da sie entweder gefressen oder durch den Wärter während den Reinigungsarbeiten ent-

fernt werden. Blieb dennoch ein Aestchen liegen, wurde es nach 1 bis 2 Tagen nicht mehr beachtet.

Tab. 9: Verteilung des Interramaldrüsenmarkierens (ig) auf regelmässig (A, B und C) und unregelmässig (andere) benützte Objekte im Käfig EH-links.

| EH-links |      |      |      |        |       |
|----------|------|------|------|--------|-------|
| Stellen  | A    | B    | C    | andere | total |
| n        | 189  | 223  | 106  | 24     | 542   |
| %        | 34,8 | 41,1 | 19,6 | 4,4    | 99,9  |

Tab. 10: Verteilung des Interramaldrüsenmarkierens (ig) auf regelmässig (A, B, C und D) und unregelmässig (andere) benützte Objekte im Käfig EH-rechts.

| EH-rechts |      |      |      |      |        |       |
|-----------|------|------|------|------|--------|-------|
| Stellen   | A    | B    | C    | D    | andere | total |
| n         | 97   | 110  | 176  | 48   | 39     | 470   |
| %         | 20,6 | 23,4 | 37,4 | 10,2 | 8,3    | 99,9  |

Tab. 9 gibt Auskunft über die Häufigkeitsverteilung des Interramaldrüsenmarkierens (ig) an regelmässig und unregelmässig benützten Objekten im Käfig EH-links, Tab. 10 die entsprechenden Ergebnisse im Käfig EH-rechts.

Im Käfig EH-links werden mehr als 95% und in EH-rechts etwas mehr als 90% der ausgewerteten Markierungen an regelmässig benützten Objekten ausgeführt, die als Fixpunkte (HEDIGER 1954) zu interpretieren sind. Es kann sich hier um das Markieren kleiner Territorien oder um das Kennzeichnen von Wechsell in grossen Wohnräumen handeln.

In den Tab. 9 und 10 fällt auf, dass im grossen Käfig EH-links 3 Stellen regelmässig markiert werden, während es in EH-rechts, das 6,5 mal kleiner ist, deren 4 sind. Der Grund für diesen Unterschied liegt

nicht im Alter der beiden  $\sigma\sigma$ , wahrscheinlich aber in der Stellung innerhalb der Gruppe.  $\sigma$  202 in EH-links ist in seiner Gruppe dominant,  $\sigma$  20 in EH-rechts dagegen ist einem  $\varphi$  über-, dem anderen unterlegen. Durch die Wahl einer grösseren Zahl von Objekten wird der Individualgeruch gleichmässiger über den ganzen Käfig verteilt und die eigene olfaktorische Präsenz verstärkt (zu vergleichen mit der Markierfrequenz, oben), was die Selbstsicherheit (EWER 1976) anheben kann.

#### 6.4.3.3. Markierfrequenzen

Tab. 11 gibt Auskunft über die Frequenzen des Interramaldrüsenmarkierens (ig) und des Analfeldmarkierens (am) unter ungestörten Bedingungen (Normalfrequenz) und ausserordentlichen Umständen. Den Normalfrequenzen liegen 2000 Markierungen mit der Interramaldrüse und 600 Markierungen mit dem Analfeld zugrunde. Die aussergewöhnlichen Ereignisse wurden jeweils mindestens 3 Stunden protokolliert.

Die Normalfrequenz des Interramaldrüsenmarkierens von 5  $\sigma\sigma$  ist signifikant ungleich ( $X^2 = 15.84$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.01$ ), während beim Analfeldmarkieren kein Unterschied festzustellen ist ( $X^2 = 7.47$ ,  $df = 0.1 < p < 0.2$ ).

Die beiden  $\sigma\sigma$  mit niederen Interramaldrüsenfrequenzen ( $\sigma$  A und  $\sigma$  202) zeigen in ungestörter Umwelt kein Analfeldmarkieren (am). Sie sind innerhalb ihrer Gruppen allen Partnern überlegen und äussern am, neben den in Tab. 11 erwähnten, ausserordentlichen Situationen selten dann, wenn im Sexualverhalten das voröstrische  $\varphi$  sich wiederholt der Kopulation entzieht. Subjektiv beurteilt, betrachte ich das Verhalten dieser beiden  $\sigma\sigma$  als normal, jenes der  $\sigma\sigma$  20, 206 und 207 als von der Regel abweichend.  $\sigma$  20 war, wie oben erwähnt, in seiner Gruppe dem einen der  $\varphi$  über-, dem anderen unterlegen, was eine erfolgreiche Reproduktion mit letzterem während der ganzen Dauer der gleichen Gruppenzusammensetzung verhinderte. Die Frustration, die eine solche Situation

auslöst, findet ihren Niederschlag in einer hohen ig-Frequenz und dem Auftreten des Analfeldmarkierens (am) unter ungestörten Bedingungen. Ähnlich hohe Markierfrequenzen zeigen die ♂♂ 206 und 207, die beide solitär und in sehr kleinen Käfigen (KK) lebten. Beide übersteigerten das Markierverhalten in Ermangelung anderer Tätigkeit, was zeitweilig zu echten Stereotypen führte und als hypertrophiert zu betrachten ist (HEDIGER 1954; FIEDLER 1957).

Tab. 11: Markierfrequenzen in Normalsituationen und während aussergewöhnlichen Ereignissen. (♂ A wurde in Artis Amsterdam beobachtet)

| Tiere | Normalfrequenz Elemente/h |     | Frequenz während aussergewöhnlichen Ereignissen Elemente/h |      | Aussergewöhnliche Ereignisse                                                  |
|-------|---------------------------|-----|------------------------------------------------------------|------|-------------------------------------------------------------------------------|
|       | ig                        | am  | ig                                                         | am   |                                                                               |
| ♂ A   | 3.2                       | 0   | 12.6                                                       | 15.3 | Anwesenheit eines toten Artgenossen                                           |
| ♂ 20  | 14.9                      | 2.7 | 47.0                                                       | 10.5 | Einbringen in ein neues Gehege                                                |
|       |                           |     | 36.2                                                       | 8.0  | Einbringen in ein neues Gehege                                                |
|       |                           |     | 60.4                                                       | 19.6 | Zurückbringen in das alte Gehege<br>nach 6-tägigem Aufenthalt im neuen Gehege |
| ♂ 202 | 5.8                       | 0   | 39.4                                                       | 0.5  | nach Einbringen in ein neues Gehege                                           |
|       |                           |     | 17.6                                                       | 0.5  | Veränderung des Geheges                                                       |
| ♂ 206 | 12.0                      | 3.5 | 42.0                                                       | 23.0 | Konfrontation des älteren ♂ 206 mit dem jüngeren ♂ 207                        |
| ♂ 207 | 19.8                      | 4.2 | 0                                                          | 0    |                                                                               |

Durch technische Umstände, durch Zufall und einmal durch die Konfrontation zweier ♂♂, die 3 Monate früher wegen aggressiver Interaktionen getrennt werden mussten, ergaben sich Situationen, die ich als Experimente aufgefasst habe und die in der Folge auf das Markierverhalten hin ausgewertet werden.

Während meiner Beobachtungen im Zoo Artis in Amsterdam wurde ich aufmerksam auf sehr hohe Markierfrequenzen und die allgemeine Erregung der Gruppenmitglieder, die alle einen bestimmten, von mir nicht einsehbaren Punkt im Käfig fixierten. Durch Veränderung meiner Position fand ich ein totes ♀. In Tab. 11 stehen sich die Markierfrequenzen von ♂ A, dem einzigen adulten männlichen Tier der Gruppe, während ungestörten Situationen und während der Anwesenheit eines toten Artgenossen gegenüber. Dieses aussergewöhnliche Ereignis vermochte bei ♂ A das Analfeldmarkieren (am) auszulösen. Einmalig an diesem Fall ist, dass die am-Frequenz jene von ig übertraf. ♂ A steigerte die ig-Frequenz signifikant ( $X^2 = 5.56$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ).

Aufgrund von Reinigungsarbeiten im Käfig EH-rechts liessen die Tierpfleger die Kantschile in den damals noch unbenützten Käfig EH-links. Die Tiere blieben während 2 Stunden in diesem Abteil. Im Abstand von 3 Wochen wurde der Versuch wiederholt. Die Gruppe bestand aus ♂ 20 und ♀ 17. Gegenüber den Normalfrequenzen erhöhten sich im ersten Versuch ig und am signifikant ( $X^2 = 16.64$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$  bzw.  $X^2 = 4.6$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ). Im zweiten Versuch erreichte ig die Signifikanzgrenze ( $X^2 = 8.88$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ), am dagegen nicht mehr ( $X^2 = 2.62$ ,  $df = 1$ ,  $0.1 < p < 0.2$ ), was auf eine geringere allgemeine Erregung im 2. Experiment hinweist.

Durch bauliche Veränderungen im Käfig EH-rechts verbrachten die Tiere ♂ 20 und ♀ 17 6 Tage im benachbarten Abteil EH-links und wurden nach Abschluss der Arbeiten wieder zurückgesetzt. Ich protokollierte die ersten 3 Stunden nach Wiedereinbringen in den Käfig EH-rechts.

Im Vergleich mit den Normalfrequenzen steigerte ♂ 20 ig und am in hochsignifikantem Mass ( $X^2 = 27.49$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$  bzw.  $X^2 = 12.80$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ). Das Interramaldrüsenmarkieren erreichte die höchste je beobachtete Frequenz. Qualitativ ist zu bemerken, dass ♂ 20 30- und 40-fach die eigenen, während 6 Tagen nicht mehr benütz-

ten Marken überstrich und damit in höchster Eile und Erregung den eigenen Individualgeruch um sich verbreitete.

Die Gruppe ♂ 202, ♀ 4 und ♀ 209 bezog den Käfig EH-links am 27.10.76, nachdem sie zuvor im Käfig KK gelebt hatte. Dieses Ereignis beobachtete ich während mehr als 6 Stunden. Auf S. 95 wird näher darauf eingegangen; hier möchte ich den Frequenzvergleich anführen:

♂ 202 markierte mit der Interramaldrüse (ig) signifikant häufiger ( $X^2 = 12.49$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), während das Analfeldmarkieren (am) durch die Umsetzung erstmals ausgelöst wurde (3mal am in 6 Stunden).

Der gleiche Käfig erhielt ein Jahr später einen neuen Bodenbelag und wurde anders bepflanzt. Nach Abschluss der Veränderungen protokollierte ich während 4 Stunden:

Gegenüber der Normalfrequenz steigerte ♂ 202 ig signifikant ( $X^2 = 5.95$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.02$ ) und auch in dieser Situation markierte ♂ 202 mit dem Analfeld (am) nur 2 mal.

Die beiden ♂♂ 206 und 207, die im Alter von 5 und 4 Monaten ins gleiche Abteil gebracht worden waren, mussten ein halbes Jahr später getrennt werden, da das ältere ♂ 206 gegenüber ♂ 207 sehr aggressiv war. Um das aggressive Verhalten zu protokollieren und mittels Video zu dokumentieren, konfrontierte ich die beiden ♂♂ 3 Monate später. Das ältere Tier war noch immer dominant und das jüngere drückte sich, nach anfänglichen Fluchtversuchen, in Katzenbuckelstellung (kb, S. 43) in eine Käfigecke.

♂ 206 steigerte sein Markierverhalten signifikant (ig,  $X^2 = 16.67$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ; am,  $X^2 = 7.17$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ), während das unterlegene ♂ 207 seine Markiertätigkeit, die in der Normalfrequenz ausgesprochen hoch ist, vollständig einstellte.

Allgemeine Erregung (Anwesenheit eines toten Artgenossen, Veränderung der Umwelt) kann Markierverhalten auslösen oder die Frequenz steigern, wie dies in der Regel bei *Marmota flaviventris* festgestellt wurde (ARMITAGE 1976). Hohe Markierfrequenzen treten auf während

explorativem Verhalten (in neuen Räumen), was z. B. JOHNSON (1976) für *Clethrionomys glareolus* beobachtet hat. Während aggressiven Konfrontationen zwischen ♂♂ markiert das Dominante sehr häufig, was mit den Ergebnissen beispielsweise von MYKYTOWYCZ (1970) für *Cuniculus oryctolagus* und von RALLS (1971) für *Cephalophus maxwelli* übereinstimmt. Das unterlegene Tier stellt seine Markiertätigkeit ein.

Ein besonders eindrückliches Beispiel für den Verlauf des Interramaldrüsenmarkierens (ig) während des explorativen Verhaltens nach Einbringen in einen neuen Käfig lieferte ♂ 202, das zusammen mit seiner Gruppe von Käfig KK nach EH-links umgesetzt wurde.

Zuvor ist es notwendig, ein weiteres Element zu definieren und zu beschreiben, da es in dieser Situation eine überragende Rolle spielt: das Trommeln (tr).

TROMMELN (tr): Abb. 36

Beschreibung: Mit relativ tiefer Kopfhaltung, kyphotischem Rücken und zurückgelegten Ohren (og) hebt ein Kleinkantschil eine oder beide Hinterextremitäten und/oder ein Vorderbein an und schlägt diese wieder auf den Untergrund. Der Einsatz einer Vorderextremität war erst auf Film und Videoaufnahmen zu erkennen. Das Tier steht dann zeitweilig nur noch auf einem Vorderbein, während die andere Vorder- und die beiden Hinterextremitäten vom Boden abgehoben sind. Die Frequenzen wurden bestimmt mittels Auszeichnung von Tonbandaufnahmen auf einem "KAY-Electronic Sona-Graph 6061 B". Der Frequenz-Spitzenwert war 7 Schläge pro Sekunde. Die Schläge folgen sich in Schüben, die unterbrochen werden von Pausen von mehreren Sekunden. In Abb. 36 ist ein solcher Schub von 10,24 Sekunden Dauer und 52 Schlägen dargestellt. *T. napu*, der ebenfalls trommelt, schlägt nach Mitteilung von RALLS et al. (1975) nur etwa 0,4 mal pro Sekunde, und auch TUBB (1966) unterschätzte die Frequenz beim Trommeln von *T. javanicus*, als er 8 Schläge in 3 Sekunden angab.

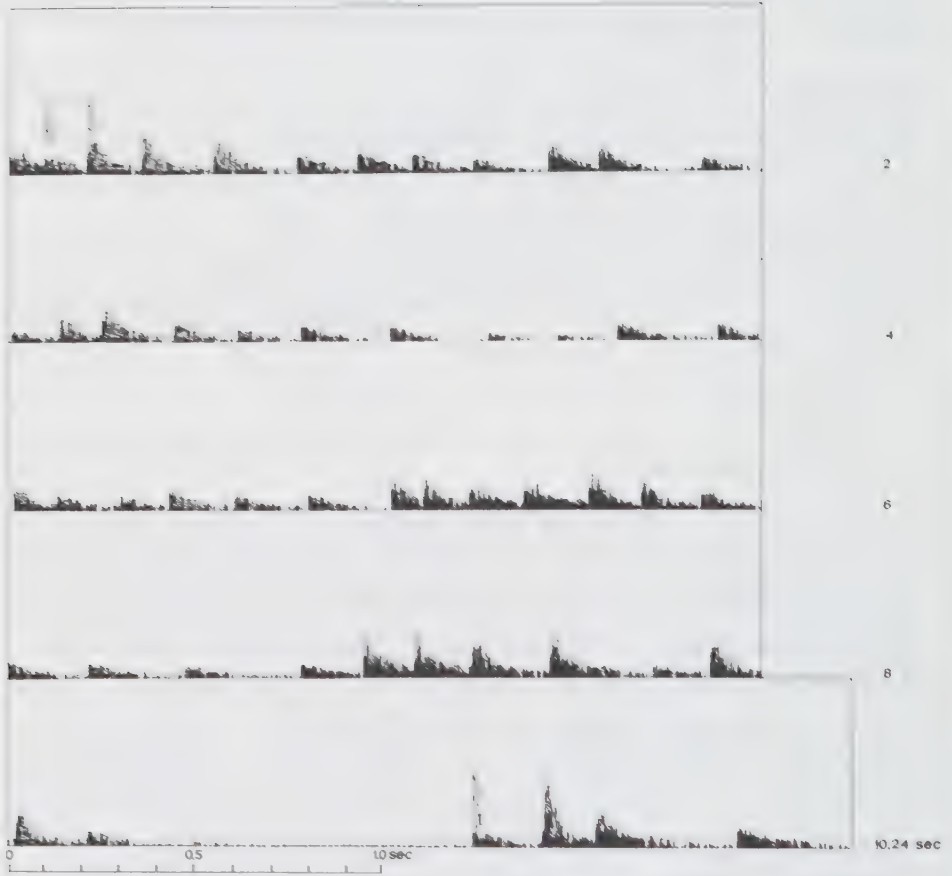


Abb. 36: Trommeln (tr) von 10,24 Sekunden Dauer mit 52 Schlägen

Bemerkungen: RALLS et al. (1975) interpretieren tr bei *T. napu* als "exaggerated and ritualized form of the intention movements of fleeing".

Bei *T. javanicus* ist tr, wie Zähnewetzen (zw) und Analfeldmarkieren (am) bei ♂♂, Ausdruck höchster allgemeiner Erregung (Arousal) und wird wiederum in einer Vielzahl von Situationen gezeigt.

♀♀ trommeln besonders häufig, wenn ihre Jungtiere noch klein sind (1 bis 4 Wochen alt).

Getrommelt wurde beispielsweise:

- nach Einbringen in einen neuen Käfig von ♂♂ und ♀♀
- während sexueller Interaktionen im Nachbarkäfig von ♂♂
- nach wiederholter Verweigerung einer Kopulation durch das ♀ vom ♂
- während der Konfrontation zweier ♂♂ vom dominanten
- nach minutenlangem Hineinstarren in eine Baumhöhle vom ♂ (vielleicht Heraustrommeln einer Schlange?)
- in Anwesenheit eines toten Artgenossen vom ♂
- bei der Vergesellschaftung mit einem neuen Partner von ♂♂ und ♀♀

Nur ausnahmsweise löst Trommeln (tr) das gleiche Element bei einem Partner aus. Ueblicherweise unterbrechen die Gruppenmitglieder ihre Tätigkeit für einige Sekunden und fahren dann damit fort, auch wenn das Trommeln andauert. Daraus lässt sich eine eindeutige Funktion dieses Elementes nicht ableiten. Ob es ein Warnsignal, ein Dominanz-element, ein Ausdruck von Unsicherheit darstellt, müssen Experimente abklären.

Im Laufe der 6 1/4 Stunden dauernden Beobachtung markierte (ig) ♂ 202 diffus, wie die punktierte Fläche in Abb. 37 verdeutlicht. Bereits nach 14 Tagen wurden nur noch 3 Gegenstände regelmässig und konzentriert mit der Interramaldrüse bestrichen (ig); in Abb. 37 sind sie durch Pfeile gekennzeichnet. Aus dem Vergleich der beiden Abb. 37, 38 geht hervor, dass anfänglich alles, was markierbar ist, auch markiert (ig) wird, um, in Anlehnung an die Interpretation von EWER (1976), Selbstsicherheit aufzubauen, vielleicht aber auch, um das Gebiet als in Anspruch genommen zu kennzeichnen. 14 Tage später, nachdem der Käfig offen-



bar genügend intensiv mit dem eigenen Individualgeruch imprägniert ist, werden fast nur noch günstig gelegene und ohne Aufwand markierbare Gegenstände mit der Interramaldrüse bestrichen (ig).

Der Ablauf des Einbringens in den neuen Käfig EH-links ist, bezogen auf zwei Elemente, Interramaldrüsenmarkieren an Gegenständen (ig) und Trommeln (tr) in Abb. 39 dargestellt:

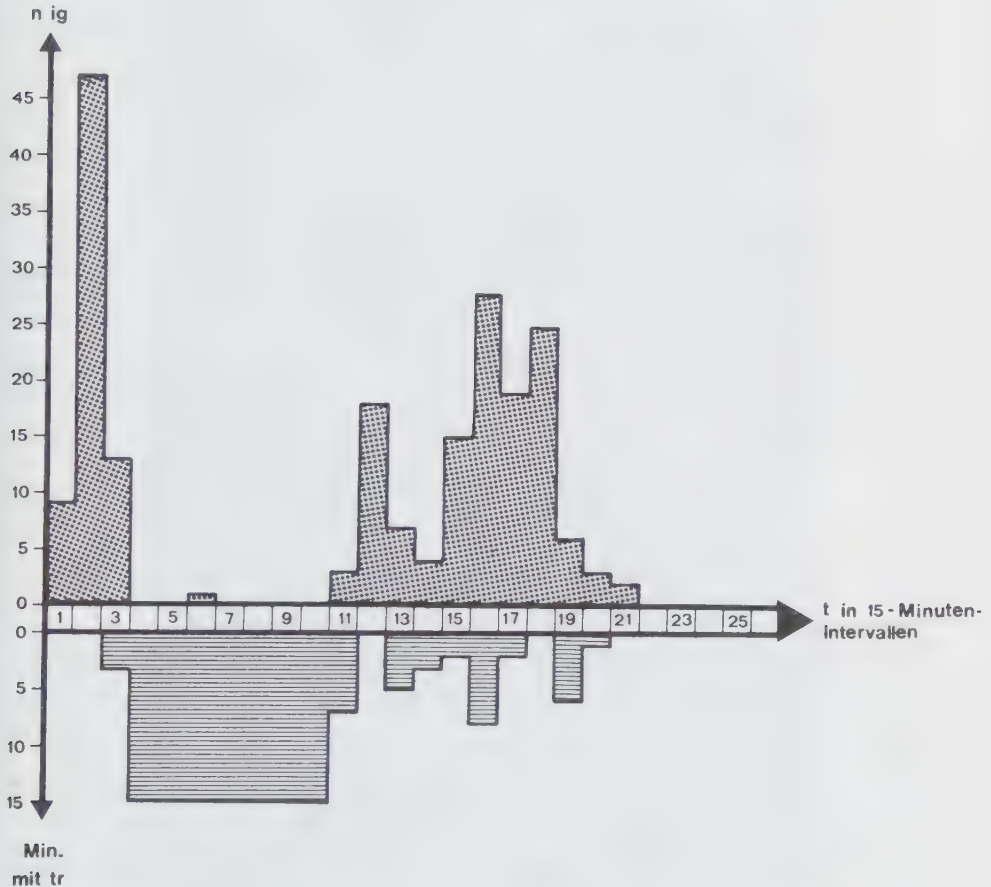


Abb. 39: Frequenzen des Interramaldrüsenmarkierens an Gegenständen (ig) und Minuten, während denen getrommelt (tr) wird, beides bezogen auf 15-Minuten-Intervalle, nachdem ♂ 202 in den neuen Käfig EH-links eingebracht wurde.

Nach anfänglichem Zögern, die Transportkiste zu verlassen, begibt sich ♂ 202 in die Beobachtungseinheit I und beginnt, dort alles Markierbare zu markieren (ig; Intervalle 1 und 2). Nachdem offenbar der Individualgeruch genügend verbreitet ist, nimmt die Markierfrequenz ab und ♂ 202 fängt zu trommeln (tr) an, was bis zum 10. Intervall anhält. Das Tier geht in die Einheit II, markiert (ig) intensiv und stellt das Trommeln (tr) ein, das im 13. Intervall wieder einsetzt und, mit einem erneuten Unterbruch im 18. Intervall, bis zum 20. weitergeführt wird, allerdings weniger lange pro Intervall. Im Intervall 15 sucht ♂ 202 die Einheit III auf, im Intervall 16 die Einheit IV und V, im Intervall 17 die Einheit VI, dann kehrt das Tier um und geht im Intervall 18 wieder zurück bis zur Einheit I, ändert dort die Richtung und erreicht die Einheit VI im Intervall 21. Dort stellt sich ♂ 202 in ruhender Position hin und beginnt zu wiederkäuen (wk) und legt sich im 23. Intervall hin (hl). Während des Eindringens in noch unbekannte Raumteile markiert (ig) ♂ 202 in wechselnden, aber allgemein sehr hohen Frequenzen, unterbrochen von kurzem Stehen (st), das zum Trommeln (tr) überleiten kann. ♂ 202 markierte 3-mal mit dem Analfeld (am) in der Einheit VI im Intervall 17.

#### 6.5. Sexualverhalten

Das Markierverhalten von *T. javanicus* schliesst neben den Elementen Interramaldrüsenmarkieren an Gegenständen (ig), Analfeldmarkieren (am), Koten (ko) und Harnen (ha) eine weitere Verhaltensweise ein, die von CADIGAN (1972) als sexuelles Werben interpretiert wurde: Das Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip). Mit der Definition und Beschreibung dieses Elementes sei übergeleitet zum Sexualverhalten.

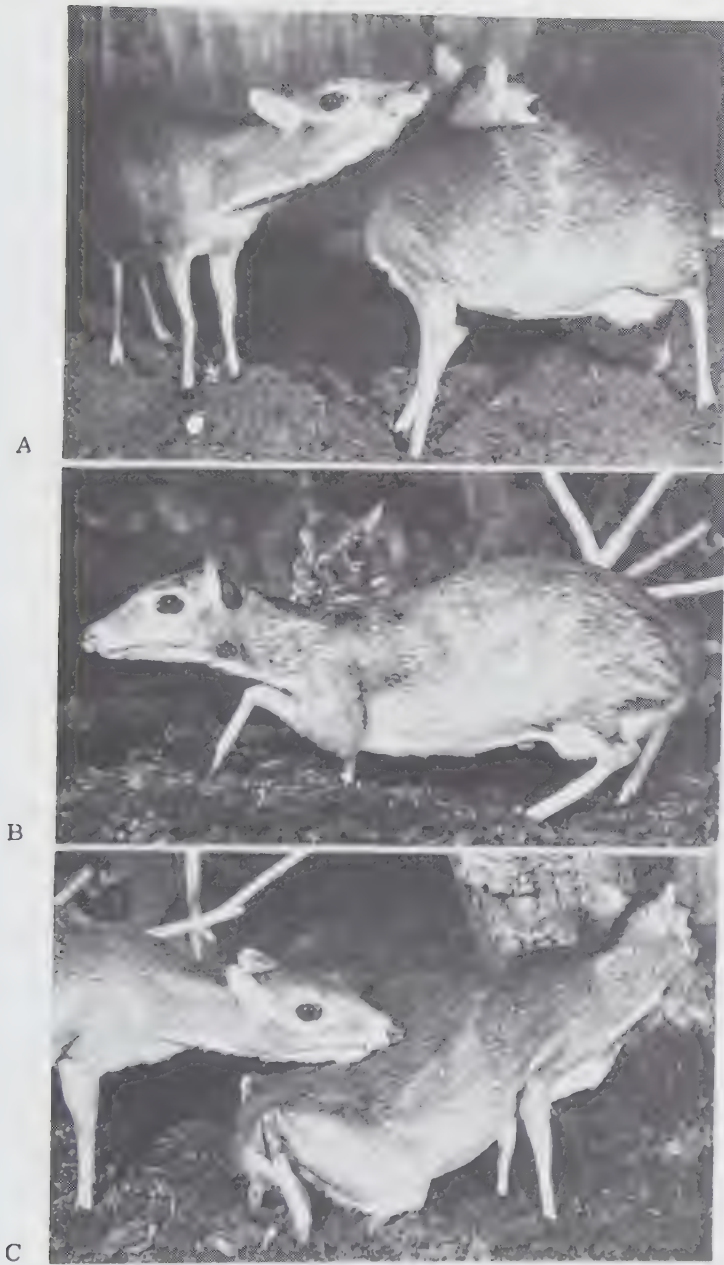


Abb. 40 A - C: Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip) von ♂ 202 an ♀ 4; A von vorn, B von der Seite, C von hinten.

### 6.5.1. Elemente des Sexualverhaltens

#### INTERRAMALDRUESENMARKIEREN AM PARTNER (ip): Abb. 40 A-C

Beschreibung: Das ♂ bringt das Kinn in parallele Stellung zu einer Körperpartie des Rezeptors und fährt mit der Interramaldrüse darüber. Die Canini sup. stellen dabei kein Hindernis dar, weil sich die Drüse nicht am Vorderende des Unterkiefers, sondern am proximalen Ende befindet (Abb. 26). Vier Intensitätsstufen sind zu unterscheiden. Bei geringer Motivation überstreicht das ♂ die Körperstelle einmal, mit zunehmender Motivation wird das Element mehrmals ausgeführt, dann folgt ein Hin- und Herreiben der Drüse auf dem Fell des Partners und die höchste Stufe wird erreicht, wenn das ♂ die Mandibel unter grossem Kraftaufwand auf den Körper des Rezeptors drückt.

Während des ip sind die Ohren zurückgelegt (og); der Schwanz führt, senkrecht nach unten weisend, zuckende Bewegungen geringer Amplitude aus. Die mit der Interramaldrüse bearbeiteten Körperzonen sind in Abb. 41 punktiert dargestellt. Rezeptor war unter meinen Beobachtungsbedingungen immer ein ♀.



Abb. 41: Mit der Interramaldrüse markierte Zone (punktiert)

Bemerkungen: Interramaldrüsenmarkieren am Partner wurde von CADIGAN (1972) bei *T. javanicus* und von DAVIS (1965) und RALLS et al. (1975) bei *T. napu* beschrieben und, wie auf S. 98 bereits erwähnt, als sexuelles Werben der ♂ interpretiert. Es ist jenes Element, das im Sexualverhalten mit grossem Abstand am häufigsten gezeigt wird (S. 116). Die Funktion dieses Elementes ist vermutlich die Prüfung der Paarungsbereitschaft durch Herbeiführen des Körperkontaktes, was bei Distanztieren erste Bedingung für den Ablauf des Fortpflanzungsverhaltens ist. Ausserdem geht ein markiertes ♀ sozusagen als lebende Marke durch den Wohnraum und teilt auf diese Weise den Geruch des Aktors mit.

AUSWEICHEN DES ♀ VOR DEM INTERRAMALDRÜSENMARKIERENDEN ♂ (*awi*): Sammelement, Abb. 40 A - C.

Beschreibung: Je nach Intensität des *ip* durch das ♂ entfernt das markierte ♀ die bearbeitete Körperzone von der Interramaldrüse des ♂ durch: Wegdrehen des Kopfes (Abb. 40 A), Einknicken der Vorder- (Abb. 40 B) oder Hinterextremitäten (Abb. 40 C) oder durch Abliegen (*ab*). *awi* kann gehend (*ge*), stehend (*st*) oder kriechend erfolgen. Es wird immer langsam und ohne die für den Kantschil typischen ruckartigen Bewegungen ausgeführt und verhindert dadurch beim ♂ das Umkippen der Motivation vom sexuellen zum aggressiven Verhalten.

Bemerkungen: Ausweichen vor dem Interramaldrüsenmarkierenden ♂ wird von CADIGAN (1972) für *T. javanicus* und von DAVIS (1965) und RALLS et al. (1975) für *T. napu* zutreffend als Reaktion des nichtöstrischen ♀ auf das Werben des ♂ beschrieben. Während des Ausweichens (*awi*) kann ausgesprochen häufig das Element Mundwinkelziehen (*mwz*) beobachtet werden.

KINNAUFLEGEN (ka): Abb. 42

Beschreibung: Das ♂ legt die Mandibel auf den Rücken des ♀ und verharrt für einige Sekunden in dieser Haltung. Hals und Kopf sind waagrecht nach vorne gestreckt, die Ohren zurückgelegt (og). Der Schwanz hängt senkrecht nach unten und zuckt mit einem Ausschlag von etwa 2 cm vor und zurück. Das ganze Tier, ausgenommen der Schwanz scheint erstarrt zu sein. ip geht ka obligatorisch voraus.

Bemerkungen: Damit eine Kopulation eingeleitet werden kann, muss das ♀ stehen bleiben. Mit dem Kinnauflegen (ka) prüft das kopulationswillige ♂, ob auch das ♀ paarungsbereit ist. Einer Kopulation oder Kopulationsintention geht immer ka voraus. Nach einer Zusammenstellung von DUBOST (1975) kommt ka bei einer Vielzahl von Artiodactyla vor und wird im gleichen Sinn interpretiert.



Abb. 42: ♂ 202 legt sein Kinn auf den Rücken von ♀ 4 (ka)

### KOPULATIONSINTENTION (kpi): Abb. 43

**Beschreibung:** Nach Interramaldrüsenmarkieren (ip) und Kinnauflegen (ka) hebt das ♂ erst eine, dann mit einer ruckartigen Bewegung die andere Vorderextremität auf den Rücken des ♀. Das ♀ weicht (awkpi) nach Auflegen eines oder beider Vorderbeine aus.

**Bemerkungen:** Jeder geglückten Kopulation (kp) geht eine unterschiedlich grosse Zahl von Kopulationsintentionen (kpi) voraus. Sowohl kp wie kpi können lateral oder caudal erfolgen, was nicht altersbedingt ist wie bei *Tayassu tajacu*, wo nach SCHMIDT (1976) junge ♂♂ erst lernen müssen, caudal aufzusteigen.

### AUSWEICHEN DES ♀ WAEHREND KOPULATIONSINTENTIONEN (awkpi): Abb. 43



Abb. 43: ♂ 20 zeigt das Element Kopulationsintention (kpi) an ♀ 17, das ausweicht (awkpi)

Beschreibung: Durch Ducken, seitliches Weggehen, Rückwärtsgehen verhindert das ♀, dass das ♂ in die für eine Intromission des Penis günstige Position gelangt.

Bemerkungen: Das Ausweichen des ♀ (awkpi) zeigt, dass sein hoch-östrischer Zustand noch nicht erreicht ist.

#### KOPULATION (kp): Abb. 44 und 45

Beschreibung: Nach ip und ka hebt das ♂ erst eine, dann mit einer ruckartigen Bewegung des Vorderkörpers die andere Vorderextremität auf die Beckenregion des ♀, biegt den Rücken extrem lordotisch durch und führt, unter 1-8 kräftigen Beckenstößen, den Penis in die Vagina ein. Dann nähert das ♂ die Hinterextremitäten jenen des ♀ und bewegt darauf die Vorderextremitäten, deren Hufe angewinkelt sind, dem Rücken entlang bis zu den Scapulae, wo sie häufig über der Wirbelsäule gekreuzt werden.

Ist diese Position erreicht, folgt eine 20 bis 40 Sekunden dauernde Phase der Unbeweglichkeit, während der die Kopulation (kp) in der Hälfte der beobachteten Fällen (16 von 31) vom ♂ unterbrochen wird. Das ♂ geht mit den Hinterextremitäten zurück und bewegt auch die Vorderextremitäten alternierend in caudaler Richtung. Dabei ist als anatomische Besonderheit der Traguliden die spiralgige Penisspitze sichtbar (Abb. 44).

Wird die Kopulation (kp) nicht unterbrochen, führt ♂ 202 regelmässige (1/3 Sekunden) und ♂ 20 unregelmässige (1/3 bis 8 Sekunden) Friktionsbewegungen aus. Stösst das ♂ sein Becken vor, beugt es den Körper stark kyphotisch, sodass das Rhinarium am Kopf des ♀ vorbei nach unten weist (Abb. 45).

Der Schwanz des ♂, der zur Senkrechten etwa einen Winkel von  $45^{\circ}$  in cranialer Richtung einnimmt, zuckt sehr schnell hin und her mit ge-

ringer Amplitude. Zwischen zwei sich folgenden Beckenstößen richtet sich das ♂ auf und der Schwanz hängt dann senkrecht nach unten.

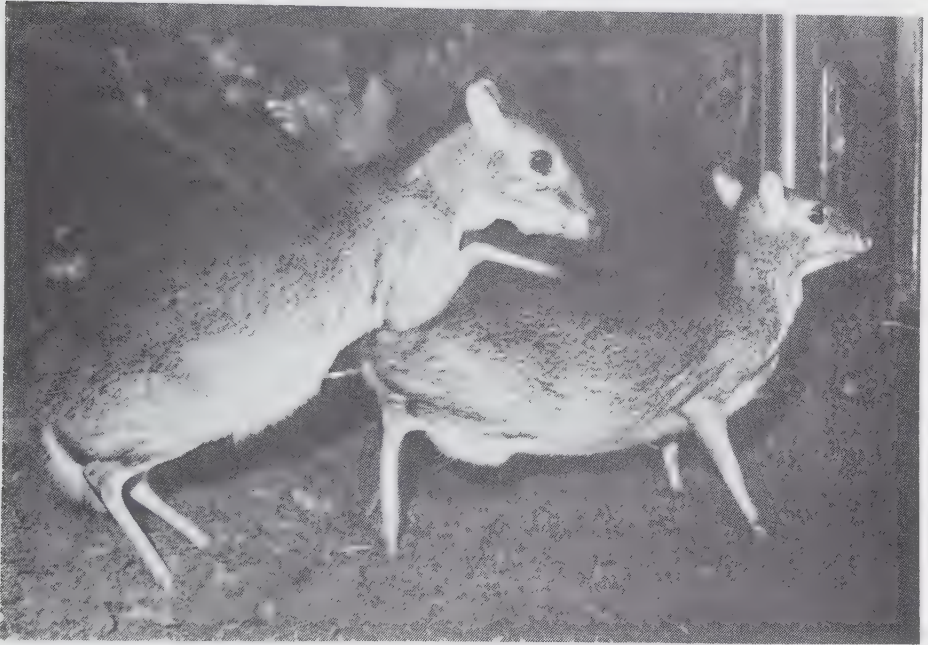


Abb. 44: ♂ 202 unterbricht eine Kopulation (kp) mit ♀ 4. Die für Traguliden typische spiralförmige Penisspitze ist deutlich erkennbar.

Das ♂ hält die Augen offen. An der Spitze des Rhinariums sammelt sich Speichel, der zum Teil mittels Rhinariumlecken beseitigt wird, zum anderen Teil auf den Scheitel oder die Ohren des ♀ tropft. Während der Kopulation (kp) berührt das ♂ das ♀ selten mit dem Rhinarium. Nie legt es die Mandibel oder den Hals auf den Widerrist oder den Hals des ♀, wie DUBOST (1975) und RALLS et al. (1975) dies für *H. aquaticus* bzw. *T. napu* beschreiben.

Eine Ejakulation konnte nur in einem Fall vermutet werden: Kurz vor Ende der Kopulation (kp) begann das ♂ während eines Beckenstoßes am ganzen Körper zu zittern (Dauer etwa 15 Sekunden).



Abb. 45: ♂ 202 kopuliert (kp) mit ♀ 4. Das Bild zeigt die Stellung während eines Beckenstosses.

Diesen Fall ausgenommen, steht das Ende der Kopulation bevor, wenn das ♂ die Beckenstösse einstellt, sich hoch aufrichtet und die Vorderextremitäten langsam auf dem Rücken des ♀ in distaler Richtung bewegt. Anschliessend gleitet das ♂ in einem Winkel von  $20^{\circ}$  bis  $30^{\circ}$  zur Längsachse des ♀ ab, wobei seine Vorderbeine auf der gleichen Seite des ♀ den Boden berühren. In zwei Fällen gelang es dem ♂ nicht, gleichzeitig mit dem Abgleiten den Penis aus der Vagina zurückzuziehen, es blieb für 20 bis 30 Sekunden hängen, was sowohl bei *T. napu* wie *H. aquaticus* vorkommt, beim letzteren jedoch bedeutend häufiger (DUBOST 1975; RALLS et al. 1975).

Zu Beginn einer Kopulation bleibt das ♀ beim Element Kinnauflegen (ka) stehen (st) und lässt es zu, dass das ♂ die Vorderextremitäten auf sei-

nen Rücken legt. Dann hebt es durch Strecken der Hinterextremitätengelenke den Anal-Genitalpol vom Boden ab. Nach erfolgter Intromission des Penis senkt es den Hinterkörper wieder in die Normalhaltung ab. Der Schwanz wird seitlich aus der Senkrechten gedreht und bleibt bis zum Ende der Kopulation (kp) in dieser Stellung. Die Extremitäten sind seitlich etwas abgespreizt. Die durch die Beckenstöße des ♂ verursachten Gewichtsverlagerungen gleicht das ♀ aus. Es blickt meist nach vorne und trägt die Ohren in wechselnden Stellungen.

In einem Fall begann ♀ 17 nach 94 Sekunden zu gehen (ge); ♂ 20 trippelte mit kurzen Schritten, ohne die Kopulation zu unterbrechen, hinter dem ♀ her, das nach einem Meter wieder stillstand. Die Kopulation wurde daraufhin weitergeführt und normal beendet. Nach RALLS et al. (1975) können ♀♀ von *T. napu* Kopulationen (kp) unterbrechen, indem sie, wie im oben geschilderten Ausnahmefall, gehen (ge) oder absitzen (ho), was ich bei *T. javanicus* nie beobachten konnte.

Bemerkungen: Ueber die Dauer der Kopulationen (kp) gibt Abb. 51 Auskunft.

#### GESÄUGE-LECKEN UND SAUGEN DURCH ♂♂ (saó): Abb. 46

Beschreibung: Der Akteur nähert sich dem ♀ von der Seite oder von hinten, tupft mit der Nase das Kniegelenk an (ss) und beginnt, falls das ♀ die Hinterextremität anhebt (Abb. 46) das Gesäuge zu lecken oder daran zu saugen (saó). Die Dauer dieses Elementes beträgt etwa 5 bis 15 Sekunden, in einem Fall 35 Sekunden.

Bemerkungen: Die gleiche Verhaltensweise wird bei *H. aquaticus* (DUBOST 1975) beschrieben. Derselbe Autor betrachtet das Bearbeiten von Flanke und Rücken des ♀ durch das ♂ bei *Sus scrofa* und *Phacochoerus* (FRAEDRICH 1965, 1967) als analoges Verhalten. saó stellt einen Infantilismus dar, wie er bei verschiedenen Huftierarten von BURCKHARDT (1958) im gleichen Kontext beobachtet wurde.

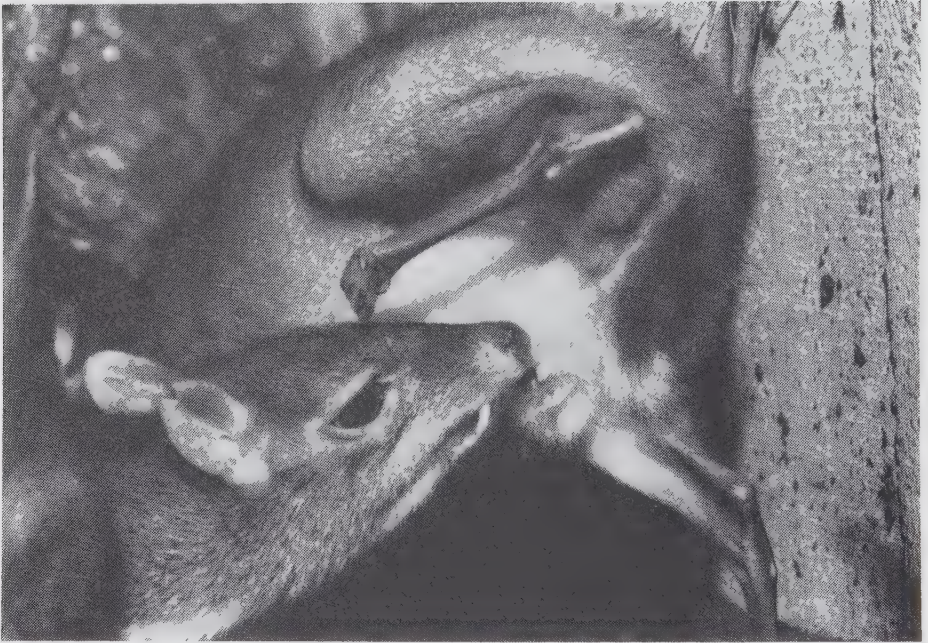


Abb. 46: ♂ 20 saugt am Euter von ♀ 17 (saö)

**PENISLECKEN (pl):** Abb. 47 A und B

**Beschreibung:** Nach lordotischem Krümmen des Rückens führt das ♂, auf allen vier Extremitäten stehend, einige Beckenstöße aus und schachtet dabei den nicht erigierten Penis aus (Abb. 47 A). Dann bewegt es den Kopf zum Penis und leckt die spiralige Spitze. Dies kann auf drei oder vier Extremitäten stehend geschehen.

**Bemerkungen:** pl gehört zum Komfortverhalten, wo es während jeder langen Putzsequenz auftritt. Im Sexualverhalten erscheint es obligatorisch nach einer Kopulation (kp), was auch bei *T. napu* und *H. aquaticus* beobachtet worden ist (RALLS et al. 1975; DUBOST 1975).

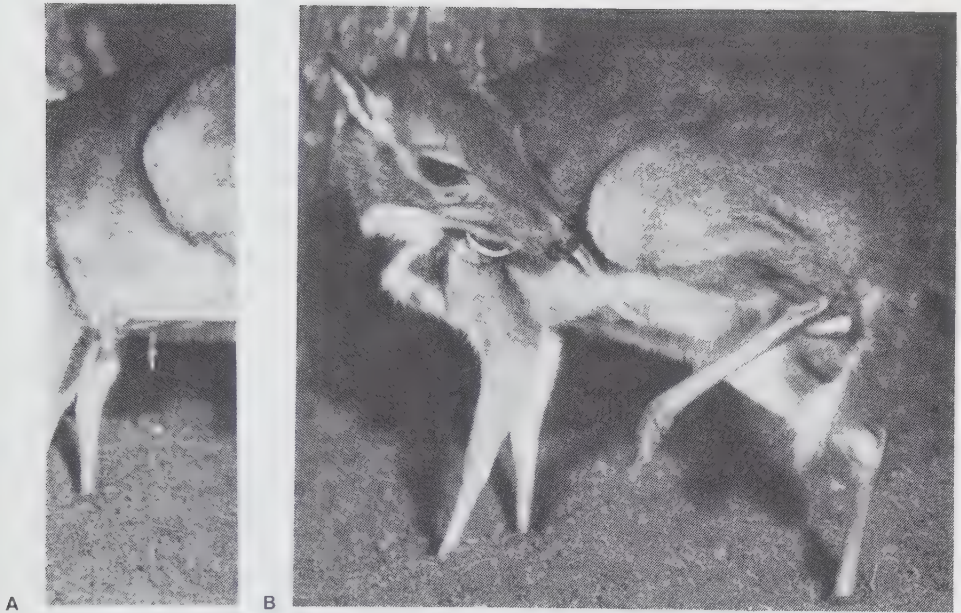


Abb. 47 A: Durch einige Beckenstöße wird der nicht erigierte Penis ausgeschachtet.

B: Auf drei Extremitäten stehend leckt ♂ 202 den Penis (pl)

#### MASTURBATION (ma):

Beschreibung: Auf allen vier Extremitäten stehend senkt das ♂ den Rücken, führt einige Beckenstöße aus und schachtet den erigierten Penis aus, der seitlich an einer Vorderextremität vorbeireicht. Das ♂ nimmt darauf die Penisspitze ins Maul und führt, auf drei oder vier Extremitäten stehend, Friktionsbewegungen aus, die in ihrer Intensität jenen während des Kopulationsbeginns entsprechen. Die Dauer von ma beträgt 5 bis 8 Sekunden.

Bemerkungen: ma trat insgesamt viermal dann auf, nachdem das noch nicht paarungsbereite ♀ sich dem intensiv markierenden (ip) und

Kopulationsintention (kpi) zeigenden ♂ durch Ausweichen (awi, awkpi) entzogen hatte. Eine Ejakulation, die sich bei *H. aquaticus* insbesondere durch das Hochziehen der Testes aussert [DUBOST 1975], konnte bei *T. javanicus* nicht registriert werden, dies steht zweifelsfrei mit der geringen Körpergrösse von *T. javanicus* und der dadurch bedingten ungünstigen Beobachtbarkeit des oben genannten Kriteriums im Zusammenhang. In zwei der vier Fällen folgte auf ma das Element Riechhahnen (righ, HALDER und SCHENKEL 1972), d.h. am Aufreissen des Males ohne Bezug zum Komfortverhalten.

#### HARNRIECHEN (har):

**Beschreibung** Der Akteur nähert sich mit nach vorne gestrecktem Kopf und unter nickenden Kopfbewegungen dem harnenden (ha) Tier von hinten oder von der Seite. Während des Harnriechens (har) weiten und verengen sich die Nasenöffnungen mehrmals pro Sekunde.

**Bemerkungen** Durch dieses Element informiert sich der Akteur wahrscheinlich über den Pheromongehalt des Urns. Beide Geschlechter zeigen har, das übergehen kann zum Harntrinken (hat).

#### HARNTRINKEN (hat):

**Beschreibung** Nach Harnriechen (har) streckt der Akteur die Zunge aus dem Maul, lässt den Harnstrahl darüber fließen, zieht die Zunge zurück, schluckt und wiederholt den geschilderten Ablauf. Ist der Akteur ein ♀, beendet er hat mit Lecken des Rhinariums. ♂♂ können nach dem Harntrinken (hat) flehmen (fl), andernfalls lecken auch sie das Rhinarium. ♀♀ als Receptoren dieses Verhaltens zeigen während hat keine Reaktion; ♂♂ heben manchmal jene Hinterextremität an, von deren Seite sich das harntrinkende ♀ genähert hat, wie dies ♀♀ zum Säugen (sä) tun. hat kommt auch zwischen ♀♀ vor.

Bemerkungen: Harntrinken (hat) beider Geschlechter innerhalb der Huftiere ist selten, wurde aber beispielsweise beim Gerenuk (*Litocranius walleri*) beobachtet (BACKHAUS 1960; WALTHER 1968). Dieses Element wird für *T. napu* beschrieben (RALLS et al. 1975). Es fehlt aber *H. aquaticus* (DUBOST 1975), was damit zusammenhängt, dass ♀♀ dieser Art über einen Annäherung-Verweigerungslaut verfügen der es ♂♂ verunmöglicht, an das harnende ♀ heranzukommen. *H. aquaticus*-♂♂ lecken den Urin vom Boden auf, wie ich dies als Ausnahme zweimal nacheinander beim *T. javanicus*-♂ 20 beobachtet habe, das dem harnenden ♀ 8 unterlegen war. Während ♂♂ von *T. javanicus* unabhängig vom fortpflanzungsphysiologischen Status der ♀♀ harntrinken (hat), zeigen ♀♀ dieses Element 3 Tage vor der nächsten Geburt (4-mal), am Tag der Geburt (8-mal) oder an Tagen, an denen eine Kopulation (kp) stattfand, ohne dass ein Jungtier geboren worden ist (3-mal).

Die Funktion dieses Elementes ist zumindest für ♂♂ vermutlich identisch mit jener des Harnriechens (har). Die auffällige Konzentration von hat der ♀♀ auf vorgeburtliche, Geburts- und Kopulationstage lässt einen physiologischen Einfluss auf die ♀♀ durch die Aufnahme von männlichen Pheromonen oder Hormonen möglich erscheinen.

#### FLEHMEN (fl): Abb. 48

Beschreibung: Nach Harntrinken (hat) bei einem ♀ nimmt das ♂ den Kopf hoch und hält das Rhinarium gleich hoch oder etwas höher als während des Stehens (st) in Normalhaltung. Gleichzeitig senkt es den Unterkiefer um ca. 5 mm, zieht die Oberlippe im Bereich der oberen Eckzähne 1-2 mm hoch, legt die Ohren zurück (og) und erstarrt, unter schnellem Verengen und Weiten der Nasenöffnungen, für wenige Sekunden in dieser Haltung (Abb. 48). Das ♂ leckt am Ende die Nase obligatorisch und nickt dabei manchmal mit dem Kopf. Seitliche Bewegungen aus der Längsachse fehlen vollständig. Flehmen (fl) dauert durchschnittlich 3,2 Sek. (n = 28).



Abb. 48: Nach Harntrinken (hat) an ♀ 4 flehmt (fl) ♂ 202

Bemerkungen: Bis vor kurzem galt die Annahme, dass Suiden, Tayassuiden und Traguliden nicht flehmen (DUBOST 1965; ESTES 1972; FRAEDRICH 1967; SCHMIDT 1976; RALLS et al. 1975). Anhand von Filmaufnahmen, die SIGNORET zur Verfügung gestellt hatte, konnte DUBOST (1975) Flehmen (fl) bei *Sus scrofa* nachweisen. In der gleichen Arbeit wird dieses Element bei *H. aquaticus* beschrieben und bildlich dargestellt.

Der Grund, weshalb Flehmen (fl) bei den oben genannten Arten bis dahin unbekannt war, liegt in der Unauffälligkeit dieser Verhaltensweise. Insbesondere fehlen einige typische Elementteile, anhand derer bei höheren Artiodactyla fl leicht erkannt werden kann:

Anheben des Kopfes über die Horizontale, Hin- und Herpendeln des Kopfes, Zurückziehen der Oberlippe im frontalen Bereich, ausgeprägtes Öffnen des Maules.

In Übereinstimmung mit dem Flehmen (fl) höherer Artiodactyla tritt bei *Sus scrofa*, *H. aquaticus* und *T. javanicus* dieses Element nach Kontakt mit Harn auf. Ausserdem ist die gleiche Starrheit während fl und das Rhinarium- bzw. Rüsselscheibenlecken nach fl zu beobachten.

Einer der auffälligen Elementteile des Flehmens (fl) bei höheren Artiodactyla ist das Hochziehen der Oberlippe. Das Fehlen dieses Teils bei *H. aquaticus* und *Sus scrofa* bringt DUBOST (1975) in Zusammenhang mit der für primitive Artiodactyla typischen grossen Mundöffnung. Wesentlicher erscheint mir jedoch ein Hinweis von ESTES (1972), das Oberlippenhochziehen sei bei jenen Arten besonders auffällig, die über sehr bewegliche Oberlippen verfügen. Nun ist aber bei *T. javanicus*, wie bei Suiden und Tayassuiden, die Oberlippe im frontalen Bereich in das Rhinarium integriert (Abb. 26 B), das ohne ersichtliche Abgrenzung in das Gaumendach übergeht. Ein Hochziehen der Oberlippe ist deshalb anatomisch schwer vorstellbar.

*T. javanicus* flehmt (fl) sehr ähnlich wie *Cephalophus maxwelli*, jedoch deutlicher ausgeprägt als *Sus scrofa* und *H. aquaticus* (AESCHLIMANN 1963; DUBOST 1975; RALLS 1970).

Auffallend ist die zu überprüfende Feststellung von RALLS et al. (1975), Flehmen (fl) fehle bei *T. napu*.

Zur Zeit ist unbekannt, ob *T. javanicus* ein Vomeronasalorgan besitzt.

### 6.5.2. Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip) in einer etablierten Gruppe

Bei den in Soziogrammen dargestellten Verhaltensweisen, die direkt an einen Partner gerichtet sind, hat es sich gezeigt, dass die Mitglieder einer Gruppe nicht gleich behandelt werden. Es stellt sich auch beim häufigsten aller sozialen Elemente, das ♂ gegenüber ♀♀ äussern, beim Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip), die Frage, ob einzelne Tiere in besonders zahlreichen Fällen als Rezeptoren in Erscheinung treten.

Abb. 49 zeigt das Soziogramm für das Element ip in der Gruppe ♂ 202, ♀ 4, ♀ 17 und ♀ 209 (Jungtier).

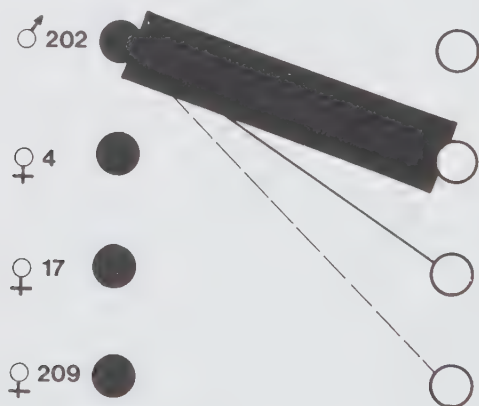


Abb. 49: Soziogramm für das Element "Interramaldrüsenmarkieren am Partner (ip)". n = 2120

Die Bevorzugung von ♀ 4 als Rezeptor von ip ist klar ersichtlich. ♀ 17 wird selten markiert (ip) und das Jungtier ist nur gelegentlich Empfänger von ip. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu den Verhältnissen bei *T. napu*, wo ♂ jenes ♀, das gerade in der Nähe ist, mit der Interramaldrüse markieren (RALLS et al. 1975). Während in der Kantschilgruppe ♂ 202, ♀ 4, ♀ 17 und Jungtier ♀ 209 das ♂ gezielt jenes Weibchen markiert (ip), das sich regelmässig fortpflanzt und deshalb von

Zeit zu Zeit östrisch wird (q 4), testen ♂♂ von T. napu unspezifisch jedes q auf seine Paarungsbereitschaft (RALLS et al. 1975). Dieses Resultat drängt die Frage auf, ob T. javanicus paarweise lebt. Ohne Experimente ist sie nicht zu klären.

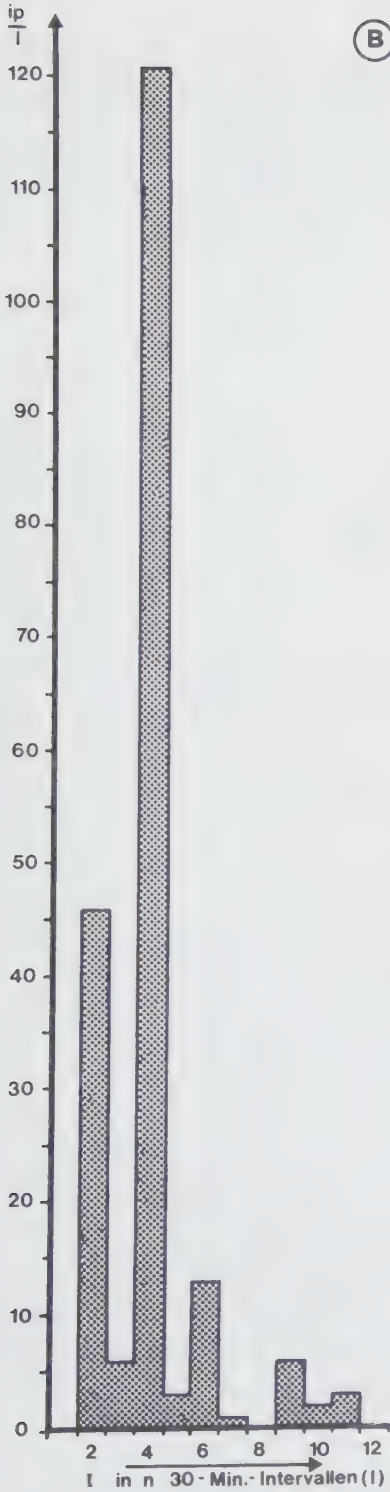
### 6.5.3. Ablauf des Sexualverhaltens

Bezogen auf das Sexualverhalten lassen sich bei qq drei verschiedene Stadien unterscheiden: die qq können nicht-östrisch, voröstrisch oder hoch-östrisch sein.

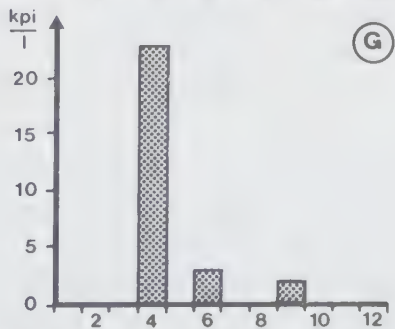
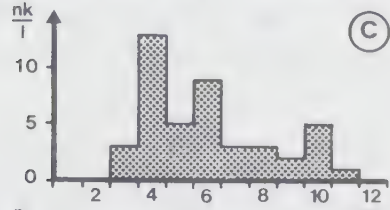
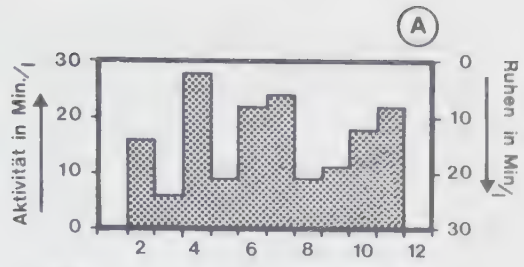
♂♂ von T. javanicus und T. napu markieren (ip) qq, ob sie östrisch sind oder nicht (CADIGAN 1972; RALLS et al. 1975). Bei T. javanicus-♂♂ ist das Markieren (ip) an nicht-östrischen qq etwas häufiger als das Markieren an Gegenständen (ig). Es wird (ausgewertet nach 1000 ip von ♂ 202) pro Stunde durchschnittlich 8,4 mal ausgeführt. Das Ueberstreichen von nicht-östrischen qq durch ♂♂ (ip) tritt in der schwächeren Form auf, das ♂ presst also seine Drüse nicht mit grosser Kraft auf den Körper des q. Die übliche Reaktion des q ist das Ausweichen (awi). In den meisten Fällen lässt das ♂ nach weniger als einer Minute vom ausweichenden q ab. Ein ausgeprägtes reaktives Harnen (ha), wie RALLS et al. (1975) dies für T. napu-qq während des Markiertwerdens (ip) beschreiben, konnte ich nicht beobachten.

Am 30.7.76 gelang es, den Ablauf des Sexualverhaltens vom Aktivitätsbeginn bis zum -ende während 6 Stunden zu protokollieren. Dieses Protokoll ist deshalb wertvoll, weil während dieser Beobachtung der Uebergang vom voröstrischen zum hochöstrischen Status von q 4 und die entsprechenden Verhaltensweisen von ♂ 202 registriert wurden. Anhand der Frequenz der wichtigsten Elemente von ♂ 202, Protokollauszügen und qualitativen Bemerkungen soll versucht werden, den Ablauf dieses Uebergangs zu zeigen. Im gleichen Kapitel wird auch das postkopulatorische Verhalten der Partner geschildert.

Abb. 50: Aktivität und Ruher (A) sowie Frequenzen der Elemente Inter-  
ramaldrüsenmarkieren am Partner (ip, B), Nasen-Kopf-Kon-  
takt (nk, C), Nasen-Rücken-Kontakt (nr, D), Naso-Anal-Geni-  
tal-Kontakt (na, E), Naso-inguinal-Kontakt (ni, F), Kopulations-  
intention (kpi, G) und Kopulation (kp, H) während einer Beob-  
achtung von 6 Stunden Dauer. Akteur ist ♂ 202. Rezeptor der  
sozialen Elemente (B bis H) ♀ 4. In die Nasenkontakte sind  
die Berührungen mit der Zunge (lep) mit eingeschlossen.



(B)



Ich teilte die Beobachtungszeit ein in Intervalle von 30 Minuten. In Abb. 50 B bis H sind die Elemente ip, nk, na, ni, kpi und kp behandelt. Neu ist nr, das als Beriechen oder Berühren des Rückens mit dem Rhinarium definiert werden kann. Bei allen Nasenkontakten sind die Berührungen mit der Zunge (lep) mit eingeschlossen.

Die aktiven Minuten von ♂ 202 gehen aus Abb. 50 A hervor. Da die Aktivität von ♀ während des Sexualverhaltens weitgehend vom ♂ bestimmt wird, gilt Abb. 50 A ohne nennenswerte Abweichungen auch für ♀ 4.

In der ersten Periode ruhen beide Partner. Zu Beginn der zweiten wird zuerst ♀ 4, kurz darauf ♂ 202 aktiv, das nach einer Anogenitalkontrolle (na) sofort mit intensivem ip (Ueberstreichen, Hin- und Herreiben, Anpressen) beginnt, auf das ♀ 4 mit Ausweichen (awi) reagiert.

Während der kurzen Aktivitätszeit der dritten Periode markiert ♂ 202 (ip) wenig und beriecht und leckt Kopfi-, Rücken- und vor allem Anogenitalregion von ♀ 4 (nk, nr, na). Das ♀ 4 weicht stets aus (awi).

Im nächsten Intervall nimmt die Markierfrequenz explosionsartig zu. Ausserdem steigt die Zahl der Kopfkontakte (nk) an; erstmals erscheinen ni, kpi und kp. In diesem Zeitabschnitt geschieht nun der Uebergang vom voröstrischen zum hochöstrischen Status von ♀ 4. Es folgt ein gekürzter Protokollauschnitt von der 18. bis zur 28. Minute des Intervalls. Vorauszuschicken ist, dass ♂ 202 bis und mit der 17. Minute 104-mal markiert (ip) und 13-mal versucht hat, zu kopulieren (kpi). Das ♀ 4 reagierte mit Ausweichen (awi, awkpi).

♂ markiert (4\*), ♂ versucht zu kopulieren (2), ♀ liegt ab, ♂ macht ♀ hoch (mit Scharren auf dem Rücken), ♀ steht auf, ♂ versucht zu kopulieren (2\*), ♂ markiert (\*), ♂ schnaubt, ♀ liegt ab, ♂ leckt Kopf von ♀ (2), ♀ zieht Mundwinkel, ♂ markiert, ♀ steht auf, ♂ leckt Kopf von ♀, ♀ zieht Mundwinkel, ♂ leckt Kopf von ♀, ♂ beisst in Kopf von ♀, ♀ liegt ab, ♂ macht ♀ hoch (mit Kopulationsintention am liegenden ♀), ♀ steht auf, ♂ versucht zu kopulieren, ♀ kriecht, ♂ versucht zu kopulieren (3\*), ♂ leckt ♀ anal, ♀ hinten ganz tief, ♂ galoppiert, ♂ leckt Penis, ♂ markiert (2), ♀ kriecht, ♂ markiert Kopf von ♀, ♂ beisst in Kopf von ♀, ♂ markiert (3), ♀ hinten tief, ♂ versucht zu kopulieren,

♀ hinten tief, Schwanz hängend, ♂ kopuliert mit Beckenstössen (7 Sek.),  
♀ hinten tief, ♂ kopuliert (15 Sek.), ♀ hinten tief, ♂ kopuliert (12 Sek.),  
♀ hinten tief, ♂ kopuliert (5 Sek.), ♀ hinten tief, ♂ masturbiert, ♂ leckt  
Kopf von ♀, ♂ kopuliert (14 Sek.), ♀ hinten hoch, Schwanz hängend, ♂  
kopuliert mit Beckenstössen (230 Sek.), zu Beginn ♀ hinten hoch,  
Schwanz seitlich weggedreht. -

\* bedeutet: awi oder awkpi durch Gehen von ♀ 4

Dem intensiven Markieren (ip) und den Kopulationsintentionen (kpi) versucht das ♀ zu entkommen, indem es gehend, kriechend oder sich hinlegend ausweicht (awi, awkpi). Dem wirkt das ♂ entgegen unter Einsatz massiver Mittel wie Hochmachen (hm♂♀) und Beissen (be) in den Kopf und mit steter Wiederholung der Elemente ip und kpi. Dies dauert so lange, bis das ♀ stehen (st) bleibt. Dann folgt Kopulation auf Kopulation, die alle sehr kurz dauern, weil das ♀ nicht die für eine Intromission günstige Stellung einnimmt und den Hinterkörper tief hält. Bei der zweitletzten Kopulation (kp) hebt das ♀ den Anogenitalpol an, hält aber den Schwanz nach unten, was die Intromission erschwert. Bei der letzten Kopulation dreht das ♀ den Schwanz seitlich aus der Senkrechten, wodurch alle Voraussetzungen für eine abschliessende und lange dauern- de Vereinigung erfüllt sind.

Im 5. Intervall, während dem die Aktivität gering ist, zeigen die Tiere postkopulatorisches Verhalten. Sie lecken sich überwiegend selbst (sle). Das ♂ reinigt wiederholt den Penis (pl) und wetzt dann regelmässig die Zähne (zw). Während des Leckens der Anogenitalzone durch das ♀ ist zu erkennen, dass die Vulva blass-rot erscheint und etwas angeschwollen ist. Beim ♀ fällt die hohe Frequenz des Schwanzklappens (sk) auf (1-mal pro Sek.). Bei den sozialen Elementen sinken die Frequenzen von nk, na und in grossem Mass ip, während ♂ 202 vermehrt den Rücken von ♀ 4 beriecht (nr) und zwar dort, wo die Vorderextremitäten über dem Widerrist des ♀ gekreuzt waren. Nach der Phase des Komfortverhaltens gehen beide Partner zum Futtergefäss und fressen (fr). Anschliessend legt sich das ♀ hin (hl) und ♂ 202 stellt sich neben ♀ 4 und ruht dort im Stehen (stru).

Die Aktivität im 6. Intervall ist wesentlich länger. Die Frequenzen von *ip*, *ak*, *na* und *ai* sind grosser *ip* hat im Verhältnis zu den anderen sozialen Elementen nur wenig zugenommen. Daraus lässt sich schliessen, dass die Bereitschaft von *q 4*, bei Einsatz dieses Werbeelementes stehen *st* zu bleiben, höher ist als im Intervall 4. Bei *kpi* weicht das *q 4* *awkpi* nur wenige Zentimeter aus. Stark aggressiv gelesene Elemente treten nur selten auf (Schrauben *sh*) oder fehlen (Beissen *be*) in den Kopf. Auf die in diesem Intervall ruhig verlaufende Werbephase folgt eine einzige Kopulation (*kpl*) von 197 Sekunden Dauer.

Nach postkopulatorischem Lecken (*sle*) gehen wiederum beide Partner zum Fressen auf (*fr*). Die sozialen Elemente sinken in ihrer Frequenz. Beide Tiere legen sich gegen Ende des 7. Intervalls (*hl*), *♂ 202* etwas später als *q 4*. *♂ 202* sucht seinen Liegeplatz unmittelbar neben *q 4*, was nur während des Sexualverhaltens vorkommt.

Im nächsten Intervall stehen die beiden Partner unabhängig voneinander auf (*st*). *♂ 202* kontrolliert *q 4* mehrmals anogenital, an Kopf und Rücken (*pa*, *ak*, *na*), markiert es aber während der ganzen Periode nicht (*ai*). Beide Tiere lecken sich (*sle*) während mehreren Minuten und legen sich erneut hin (*hl*). *q 4* wiederum zuerst und *♂ 202* dann in unmittelbarer Nähe von *q 4*.

In der Mitte des 8. Intervalls steht *♂ 202* auf (*as*), geht (*ge*) zu *q 4* und macht es hoch (*hmk*) unter Einsatz von Beissen in das Ellbogengelenk, berührt einige Male die Anogenitalzone von *q 4*, markiert (*ip*) hoch weniger als im Intervall 6, versucht dann zweimal zu kopulieren (*kpl*), was von *q 4* mit Ausweichen (*awkpi*) beantwortet wird und kopuliert (*kpl*) dann einmal während 228 Sekunden. Die Zeit zwischen Hochmachen (*hmk*) und Beginn der Kopulation (*kpl*) beträgt weniger als 1 Minute. Auf diese Kopulation folgt erneut eine Phase des Leckens (*sle*), der sich Gehen (*ge*) und Fressen (*fr*) anschliessen.

Das 10. Intervall wird ausgefüllt mit Lecken (*sle*), fressen (*fr*) und wenigen sozialen Kontakten. In der Ruhephase stehen die Tiere einander

benachbart. Ein wenig verändertes Bild bietet auch das Intervall 11. ♂ 202 beriecht ♀ 4 seltener am Kopf (nk) und etwas häufiger am Rücken (nr). Markiert (ip) wird nur noch gelegentlich.

Gegen Ende dieses Intervalls legt sich ♀ 4 (hl). ♂ 202 nähert sich, stellt sich für einige Minuten neben die Partnerin und legt sich dann in paralleler Ausrichtung ebenfalls (hl), was bis zum Beobachtungsende (12. Intervall) unverändert bleibt.

Zusammenfassend sei festgehalten, dass ♂♂ während der voröstrischen Phase der ♀♀ intensiv markieren (ip), häufig zu kopulieren versuchen (kpi), zahlreiche Kopf-Kontakte (nk) ausführen und vor der ersten langen Kopulation (kp) mehrmals kurz kopulieren (kp).

♀♀ weichen in diesem Zustand durch Gehen (ge), Kriechen und Abliegen (hl) aus (awi, awkpi). Beim Uebergang zum hochöstrischen Status bleiben sie stehen (st), halten anfänglich den Hinterkörper tief, heben ihn dann an, tragen den Schwanz in dieser Haltung erst noch senkrecht nach unten hängend und drehen ihn später zur Seite. Erst wenn diese Position erreicht ist, kann eine lange Kopulation (kp) stattfinden. Nach unterschiedlich langen Pausen (Abb. 52, 53), die von Lecken (sle), Ruhen (li, stru) und Fressen (fr) ausgefüllt sind, kommt es zu einer weiteren Kopulation (kp), der weniger Markieren (ip), Kopulationsintentionen (kpi) und zahlreiche Nasenkontakte vorausgehen. In den Ruhepausen stehen (stru) oder liegen (li) die Partner einander benachbart. Vor einer letzten Kopulation (kp) ist die Werbephase sehr kurz.

Während der ganzen 6-stündigen Beobachtung stiess ♀ 4 einen dreisilbigen Fieplaut (fi) aus und ♂ 202 fiepte (fi) 2-mal in Einzelnrufen (S. 126).

Vergleicht man das Sexualverhalten von *T. javanicus* mit jenem von *T. napu*, ergibt sich eine weitgehende Uebereinstimmung, wie aus der Beschreibung der Elemente bereits ersichtlich war. Von einander abweichend verhalten sich die beiden Arten der Gattung *Tragulus* in den folgenden Punkten:

Bei *T. napu* fehlen die Elemente Flehmen (fl), Gesäugelecken und Saugen durch ♂♂ (saô), aggressiv getönte Verhaltensweisen wie Schnauben (sh)

und Hochmachen (hmóq) und das echt aggressive Element Beissen (be) in den Kopf. Qualitativ betrachtet ist ip bei *T. javanicus* wesentlich häufiger als bei *T. napu*, der jedoch über ein ausgeprägtes akustisches Kommunikationssystem verfügt, das bei *T. javanicus* rudimentär ist. Derweil nämlich óó von *T. napu* während des sexuellen Treibens fast ununterbrochen fiepen (fi), äussern sich die óó von *T. javanicus* nur gelegentlich (S. 126) auf diese Weise. Abweichend ist auch die Kopulationsstellung der óó (S. 104). Das Beenden von Kopulationen (kp) kann bei *T. napu*, im Gegensatz zu *T. javanicus*, vom q ausgehen. Dieser Vergleich beruht auf Arbeiten von DAVIS (1965) und RALLS et al. (1975).

Die wesentlichen Unterschiede im Sexualverhalten von *T. javanicus* und *H. aquaticus* sind das Fehlen des Interramaldrüsenmarkierens am Partner (ip) und der Einsatz eines sehr differenzierten akustischen Kommunikationssystems beim letzteren. Von grosser Bedeutung bei *H. aquaticus* ist eine Reaktion des östrischen q: Auf einen bestimmten Ruf des ó erstarrt das q (Immobilisation, wie DUBOST 1975 diese Verhaltensweise nennt), erwartet die Annäherung des ó und lässt sich daraufhin berühren. Erst über dieses akustische Signal ist ein Körperkontakt möglich. Gesäugelecken und Saugen durch óó (saó) ist beim Afrikanischen Hirschferkel obligatorisch, beim Kleinkantschil fakultativ. Aggressive Elemente fehlen bei *H. aquaticus* vollständig, Flehmen (fl) kommt vor. DUBOST (1975) meint, das Sexualverhalten von *H. aquaticus* gleiche in weiten Bereichen jenem der Suiden, und nach den Ergebnissen von SCHMIDT (1976), scheint auch eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Tayassuiden zu bestehen.

Der spezialisierte Einsatz der Interramaldrüse in der sexuellen Werbung bei den südostasiatischen Traguliden kann die auf anatomischen und palaeontologischen Ergebnissen beruhende Meinung stützen, *T. javanicus* und *T. napu* seien entwicklungsgeschichtlich moderner als *H. aquaticus* und ständen auf einer Nebenlinie der phylogenetischen Entwicklung von den Suiden zu den höheren Ruminantia (THENIUS 1969).

#### 6.5.4. Dauer der Kopulationen

Abb. 51 auf S. 124 zeigt die Dauer der 31 während meiner Beobachtungszeit registrierten Kopulationen (kp).

Die Verteilung der Kopulationen verschiedener Dauer ist, wie aus Abb. 51 ersichtlich, zweigipfelig. Auf S. 104 wurde erwähnt, dass Kopulationen häufig kurz nach ihrem Beginn unterbrochen werden und zwar durchschnittlich nach 18,8 Sek. ( $n = 16$ ; Extremwerte: 5 und 35 Sek.). Es folgt kein Unterbruch, dauert eine Kopulation im Durchschnitt 233,5 Sek. ( $n = 15$ ; Extremwerte: 105 und 384 Sek.). Für *T. javanicus* liegen drei weitere Angaben vor. CADIGAN (1972) gibt die Dauer von zwei Vereinigungen an mit 205 und 45 Sek. und nach TUBB (1966) kopulieren (kp) Kleinkantschile selten länger als 2 Minuten. Für *T. napu* nennen RALLS et al. (1975) Kopulationszeiten zwischen einigen und 270 Sek. Nach DUBOST (1975) kopuliert *H. aquaticus* 2 bis 165 Sek. Ähnlich lange Kopulationszeiten wie die Traguliden weisen die Tayassuiden auf, nämlich 30 bis 240 Sek. (NEAL 1959; SCHMIDT 1976; SOWLS 1966), während Suiden zwischen 3 und 20 Minuten kopulieren (FRAEDRICH 1965, FRASER 1968; HAFEZ 1962).

Nach FRASER (1968) wird die spiralige Penisspitze des *Sus scrofa*-♂ in entsprechenden Zervikalfalten des ♀ blockiert, was eine sehr lange Kopulationszeit bedingt und Voraussetzung für eine Ejakulation ist. Die ♂♂ aller Traguliden haben eine spiralige Penisspitze (POCOCK 1919). Aus Homologiegründen sind die für *Sus scrofa* geschilderten Verhältnisse wahrscheinlich auf Kantschile übertragbar und damit wäre die für Ruminantia extrem lange Kopulationsdauer der Traguliden erklärt (zum Vergleich): *Cervus elaphus*, einige bis 15 Sek. nach BUETZLER 1970 *Bison bison*, 4 bis 10 Sek. nach MAC HUGH 1958; *Adenota kob thomasi*, 1-2 Sek. nach BUECHNER und SCHLOETH 1965).

Die den langen vorausgehenden kurzen Kopulationen von *T. javanicus* können dahingehend interpretiert werden, dass die Intromission nicht ge-

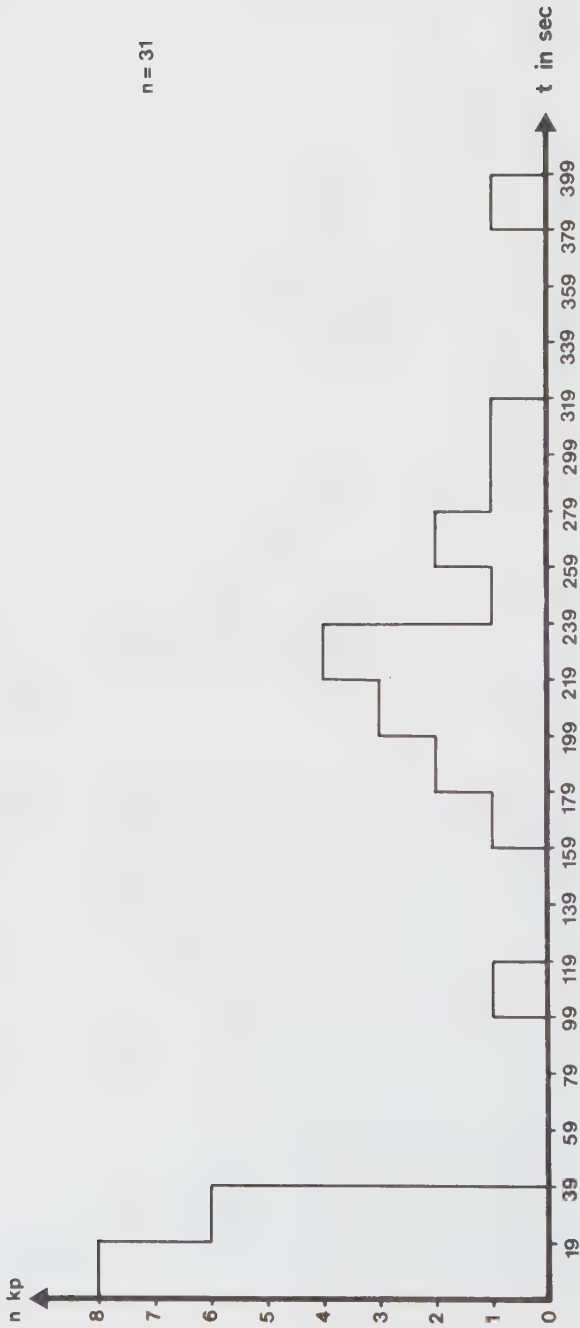


Abb. 51: Verteilung von Kopulationen verschiedener Dauer

glückt ist oder die spiralige Spitze des Penis nicht in die Zervikalfalten eingeklinkt hat. Für diese Hypothese spricht die unterschiedlich lange Zeit, die verstreicht, bis nach kurzen oder langen Kopulationen die nächsten folgen (Abb. 52 und 53). Nach kurzen Kopulationen (kp) beginnt die nächste 1,3 Min. später, während nach langen die Refraktärzeit im Durchschnitt 59,4 Min. beträgt.

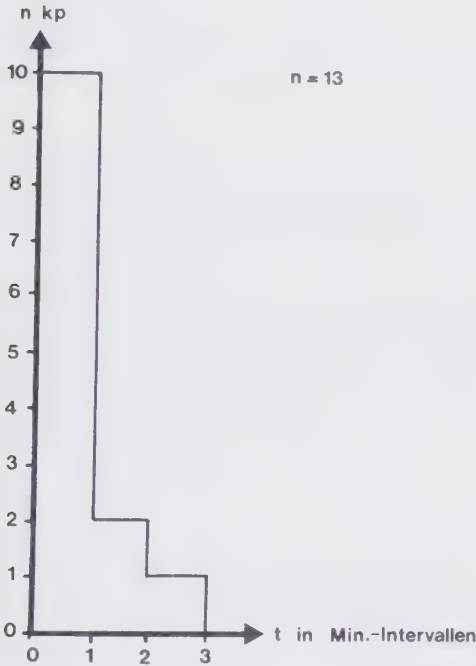


Abb. 52: Zeitliches Auftreten der nächstfolgenden Kopulation, wenn für die Dauer der vorangegangenen gilt: 5 Sek.  $\leq$  kp  $\leq$  35 Sek.

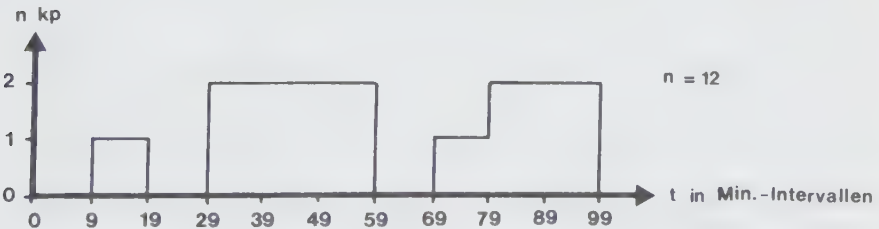


Abb. 53: Zeitliches Auftreten der nächstfolgenden Kopulation, wenn für die Dauer der vorangegangenen gilt: 105 Sek.  $\leq$  kp  $\leq$  384 Sek.

## 6.6. Akustisches Verhalten

Kleinkantschile stossen in verschiedenen Situationen hohe, zirpende Töne aus. Wegen der Beobachtungsbedingungen konnten nicht sämtliche Laute registriert werden. Es folgt deshalb zuerst eine qualitative Betrachtung.

♂♂ fiepen (fi):

- während aggressiven Interaktionen untereinander, wobei nicht festzustellen war, welcher der Kontrahenten sich akustisch äusserte. Immer handelte es sich um Einzelrufe.
- selten im Sexualverhalten, wenn sich das ♂ dem ♀ nähert. In 11 durchgezählten Rufserien folgten sich durchschnittlich 2,4 Einzelrufe (Extremwerte 1 bis 20). Dass diese Lautäusserungen selten auftreten, bestätigt CADIGAN (1972), der während des Sexualverhaltens von *T. javanicus* keine akustische Kommunikation festgestellt hat.
- wenn im Nachbargehege, das optisch, nicht aber olfaktorisch und akustisch abgetrennt war, Sexualverhalten stattfand. Auch hier fieperten (fi) die ♂♂ in Einzelrufen.

♀♀ fiepen (fi):

- während des Sexualverhaltens, wenn das ♂ intensiv mit der Interamaldrüse markiert (ip). Die ausgestossenen Einzeltöne sind nach menschlichem Ohr wesentlich höher als die Rufe der ♂♂.
- beim Gebissenwerden fiepen (fi) ♀♀ mehrmals hintereinander in der gleichen Tonlage wie in der oben beschriebenen Situation.
- im Mutter-Kind-Verhalten: In den ersten zwei Lebenswochen des Jungtieres stossen die Mütter während des Säugens (sä), wenn sie sich nicht lecken (sle) oder das Jungtier reinigen (lepj), sehr leise und hohe Töne aus, die während vieler Sekunden und in unregelmässiger Folge wiederholt werden (Abb. 54 A). Ausserdem fiepen die Mütter, wenn sie ihr Jungtier zum Säugen (sä) aufsuchen und zwar erst bei Sichtkontakt.

Auf das Säugen (sä) und die Pflege des Jungtieres (lepj) folgt eine Gehphase, während der die führenden ♀♀ minutenlang fast ununter-

brochen leise und unterschiedlich hoch fiepen (fi). Nichtführende ♀♀, in deren Käfig ein anderes ♀ ein Junges hat, stossen vereinzelt Zirptöne aus.

Am lautesten klingt ein Antwortruf des Muttertieres, wenn das Junge, erschreckt durch eine Störung von aussen oder durch einen zufälligen Biss des ♂ (S. 65), einen lauten Angstschrei (Abb. 54 C) äussert.

Begegnen sich Mutter und Junges während der Aktivitätsphase, fiepen (fi) beide Tiere miteinander (Abb. 54 B), was jeweils einige Sekunden dauert.

Jungtiere fiepen (fi):

- bei Begegnungen mit der Mutter (Abb. 54 B)
- wenn sie erschreckt werden (Abb. 54 C)

Die Hauptfrequenzen bei den Rufen des ♀ liegen im Bereich von 1 bis 2,5 kHz und die Obertöne erreichen 8 kHz (Abb. 54 A und B). Bei den Fieptönen des Jungtieres bewegen sich die Hauptfrequenzen zwischen 2,5 und 3,5 kHz (Abb. 54 B) und die Obertöne um 6 kHz, wenn das Tier sich in ungestörter Umgebung akustisch äussert. Stösst es einen Angstschrei aus (Abb. 54 C), ist bereits die Hauptfrequenz sehr hoch, zwischen 3,5 und 6 kHz; die Obertöne erreichen die vom Sonagraphen und dem Tonband leistbaren Frequenzen von 16 kHz und es ist anzunehmen, dass die höchsten Obertöne in den Bereich des Ultraschalls übergreifen, was für Huftiere erstmalig wäre.

Die Lautäusserungen von *T. napu* erreichen Frequenzen von 8 kHz und jene von *H. aquaticus* 2 kHz (DUBOST 1975; RALLS et al. 1975). Während die Dauer der Fieptöne des Muttertiers und des Jungen in ungestörten Situationen um 100 msec beträgt, fiept (fi) das Junge nach Erschreckt-werden zwischen 150 und 200 msec lang. Die von RALLS et al. (1975) registrierten Rufe von *T. napu* dauern in etwa 100 msec. *H. aquaticus* äussert neben gleich langen Tönen solche von bis zu 1000 msec (DUBOST 1975). Neben diesen hohen Zirptönen kommen in der

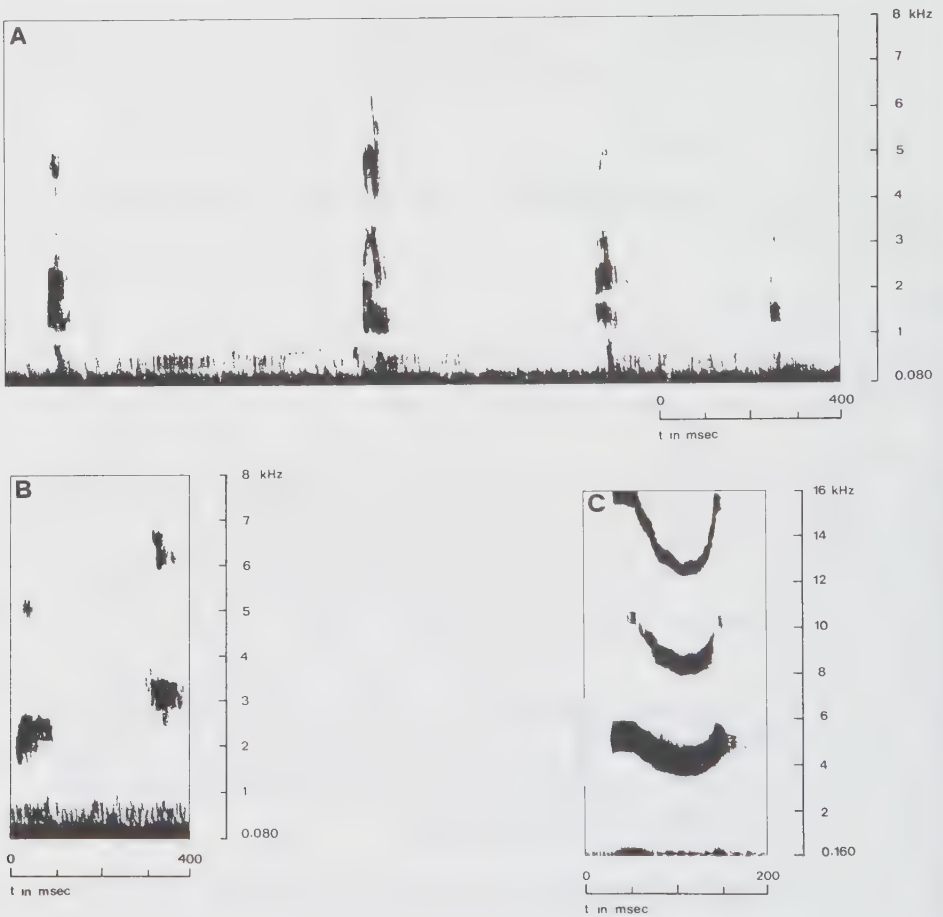


Abb. 54: Sonagramme von vier Lautäußerungen von *T. javanicus*.

- A: Das Muttertier fiept (fi) während des Säugens (sä)
- B: Mutter (links) und Jungtier (rechts) fiepen (fi) während einer Begegnung
- C: Das Jungtier stösst einen Angstruf aus

akustischen Kommunikation die Elemente Schnauben (sh) und Trommeln (tr) vor, die S. 58 bzw. 93 behandelt worden sind.

#### 6.7. Fortpflanzungsdaten

Als physiologische Besonderheit haben ♂♂ von *T. napu* (DAVIS 1965) und *T. javanicus* (CADIGAN 1972) einen postpartalen Oestrus, der nach meinen Beobachtungen beim letzteren obligatorisch ist. FRASER (1968) nimmt an, dass kein anderes Huftier derart schnell nach der Geburt paarungsbereit ist wie die Kantschile. Die erste Kopulation nach der Geburt erfolgte bei *T. napu* nach 85 Minuten (DAVIS 1965) und bei *T. javanicus* nach 155 Minuten. Alle Oestren von *T. javanicus* dauern maximal 24 Stunden, da in Zürich nie Kopulationen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen registriert wurden, was im Gegensatz steht zu den Beobachtungen von TUBB (1966) und CADIGAN (1972), die auch spätere Kopulationen mitteilen.

Die Oestrusintervalle betragen bei *T. napu* 14 Tage (DAVIS 1965; RALLS et al. 1975) und bei *T. javanicus* wahrscheinlich 5 bis 6 Tage, da 5 und 17 Tage nach einer Geburt Kopulationen auftraten.

Nach DAVIS (1965) dauert die Tragzeit von *T. napu* 152 bis 155 Tage. Jene von *T. meminna* soll 120 Tage betragen (ASDELL 1946), was von DAVIS (1965) und RALLS et al. (1975) bezweifelt wird. Für *T. javanicus* vermutet TUBB (1966) eine Trächtigkeit von 140 Tagen Dauer.

Da, wie oben gesagt, bei *T. javanicus* Postpartum-Oestrus auftritt, können die Geburtsintervalle zur Bestimmung der Tragzeit herangezogen werden (Tab. 12).

Die kürzesten Geburtenintervalle betragen 139 bis 141 Tage (Tab. 12). Für eine Tragzeit dieser Dauer sprechen 4 Kopulationen bzw. -serien ausserhalb der postpartalen Oestren. BUCH (pers. Mitt.) und SCHMIDT (briefl.) registrierten in zwei Fällen Kopulationen 141 Tage vor der

Tab. 12: Intervalle aufeinanderfolgender Lebendgeburten individuell bekannter ♀♀.

|                                          | Tage      | Tage      |
|------------------------------------------|-----------|-----------|
| Kopulationen n Tage nach der Geburt, n = | 5         | 17        |
| Tragzeit                                 | 139-141   | 139-141   |
| geschätzte zeitliche Oestrusvariabilität | <u>+1</u> | <u>+1</u> |
| Die nächstfolgende Geburt erfolgt nach   | 143-147   | 155-159   |

nächsten Geburt. OPPLIGER (pers. Mitt.) und ich beobachteten, wie erwähnt, kp 5 und 17 Tage nach der Geburt. Berechnet man anhand der Tragzeit von 139 bis 141 Tagen und den beiden letztgenannten Angaben die nächstfolgende Geburt, ergibt sich, dass 12 von 18 Geburten mit den Berechnungen zeitlich übereinstimmen (Tab. 13). 2 weitere Geburten weichen 1 und 2 Tage ab. Die übrigen lassen sich durch weitere wiederholte Oestren nach nicht erfolgter Befruchtung erklären.

Tab. 13: Berechnung nächstfolgender Geburten aufgrund der Tragzeit von 139 bis 141 Tagen und zweier Kopulationen ausserhalb postpartaler Oestren.

| Tier | Ort             | Geburtenintervalle in Tagen  |
|------|-----------------|------------------------------|
| ♀ 4  | Zürich          | 141, 153, 176, 139, 244, 188 |
| ♀ 5  | Zürich          | 159, 155, 148                |
| ♀ 10 | Zürich          | 284                          |
| ♀ 12 | Zürich          | 158                          |
| ♀ 15 | Zürich          | 157                          |
| ♀ 17 | Zürich          | 159                          |
| ♀ a  | Amsterdam       | 140                          |
| ♀ b  | Amsterdam       | 141                          |
| ♀    | Java (KOPSTEIN) | 145, 146, 145                |

Zwei Vorkommnisse bei ♀ 5 stellen nun die Tragzeit von 139 bis 141 Tagen in Frage:

- 123 Tage nach der letzten Geburt bringt ♀ 5 ein totes Jungtier zur Welt, das noch in den Embryonalhüllen liegt.
- 103 Tage später stirbt ♀ 5 an den Folgen einer Uterustorsion. Es ist mit einem geburtsreifen Fötus trächtig.

Das totgeborene Jungtier fällt für die weiteren Betrachtungen dahin, da es nicht vermessen und gewogen wurde und deshalb offen bleibt, ob es ausgetragen oder als Frühgeburt abortiert worden war.

Die Zeit zwischen letzter Geburt und Tod von ♀ 5 gibt jedoch zu Hypothesen Anlass, die, da nicht zu prüfen, mit aller Vorsicht dargelegt werden sollen. Gegen eine Tragzeit von rund 100 Tagen spricht, dass bei 18 aufeinanderfolgenden Geburten (Tab. 12) kürzere Intervalle als 139 bis 141 Tage vermehrt hätten auftreten müssen. Ausserdem beträgt die Tragzeit von *T. napu* 152 bis 155 Tage (DAVIS 1965) und eine derart grosse Abweichung ist bei sehr nahe verwandten Arten nicht zu erwarten. Nicht auszuschliessen ist die verspätete Implantation eines Eies, das zusammen mit einem weiteren befruchtet wurde, aus dem sich die nach 123 Tagen zur Welt gebrachte Totgeburt entwickelt hatte. Die Befruchtung eines Eies während der Trächtigkeit, die Superfoetation, wie sie beim Feldhasen vorkommt (BLOCH et al. 1967), ist einstweilen weder zu beweisen noch zu verwerfen. Es scheint sich aber bei den eben geschilderten Abweichungen der Tragzeit um aussergewöhnliche Ereignisse zu handeln, die sich zudem auf das gleiche Tier beziehen. In Uebereinstimmung mit TUBB's (1966) Vermutung betrachte ich die Tragzeit von 139 bis 141 Tagen als ausreichend gesichert.

Die Geschlechtsreife wird von ♀♀ mit 6 Monaten und von ♂♂ mit 8 Monaten erreicht.

#### 6.8. Mutter-Kind-Verhalten

Ausführliche Angaben über den Ablauf der Geburt sowie über die Verhaltensontogenese des Jungtieres folgen an anderer Stelle (ROBIN und SCHMIDT, in Vorbereitung). Es sollen hier in geraffter Form die wich-

tigsten Informationen dargelegt werden. Während der Geburt erscheint zuerst das Rhinarium des Jungtieres, die Vorderextremitäten sind entweder nach hinten geschlagen (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970) oder eine Vorderextremität weist nach hinten, die andere nach vorn (SCHMIDT briefl.). Diese den Suiden ähnliche Geburtsweise stellt eine Ausnahme unter den uniparen Huftieren dar und wurde erst kürzlich bei Dikdiks (Madoquini) ein weiteres Mal festgestellt (DITTRICH 1978). Kleinkantenschile kommen mit relativ langem Haarkleid in der typischen Hell-Dunkel-Zeichnung der Adulten zur Welt (Abb. 55). 10 bis 20 Minuten nach der Geburt stehen (st) und gehen (ge) die Jungtiere und suchen von sich aus einen Liegeplatz unter Wurzeln oder in Käfigecken, was sie auch weiterhin bis zum Adultstadium beibehalten. In den ersten Lebenstagen kommt Kontaktliegen vor, wobei der Partner sowohl die Mutter wie ein anderes adultes Gruppenmitglied sein kann. Adulte sind gegenüber Juvenilen äusserst tolerant. Sie lassen ohne irgendwelche Rangdemonstra-



Abb. 55: Jungtier im Alter von 1 Stunde

tionen oder aggressive Reaktionen die zahlreichen Saugversuche des Jungtieres während der 1. Lebenswoche über sich ergehen. Im Gegensatz zu den Suiden, Tayassuiden und Hippopotamiden (FRAEDRICH 1967) sind Tragulidenmütter aktiv, d.h. sie lecken ihre Jungtiere sehr sorgfältig, insbesondere in der Anal- und Genitalregion, was bis zu Beginn der 4. Lebenswoche anhält. Dann reduzieren sich die Lecksequenzen schnell.

Nach den mir zur Verfügung stehenden Daten aus Amsterdam und Zürich ist *T. javanicus* unipar, im Gegensatz zur Meinung von HECK (bei GRZIMEK 1973), der angibt, Zwillinge seien bei Traguliden die Regel.

#### 6.8.1. Elemente des Mutter-Kind-Verhaltens

SAEUGEN (sä): Abb. 56

Beschreibung: Nach Schnauzenstossen (ss) oder Schnauzenheben (sh) an Knie oder Unterschenkel der Mutter durch das Jungtier hebt diese eine Hinterextremität hoch und präsentiert das Gesäuge.

Bemerkungen: Diese Säugeposition ist allen Traguliden eigen (CADIGAN 1972; DAVIS 1965; DUBOST 1975; RALLS et al. 1975) und gilt als phylogenetischer Uebergang vom Säugen im Liegen der Suiden (FRAEDRICH 1967; GUNDLACH 1968) zum Säugen auf allen vier Extremitäten stehend, wie es bei höheren Artiodactyla die Regel ist.

Weitere Stufen auf diesem phylogenetischen Weg stellen die Verhaltensweisen von *Tayassu* und *Muntjacus* dar: Bei ersterem kann liegend, kauend (SCHMIDT 1976) oder stehend (HEDIGER pers. Mitt.) gesäugt werden, und bei *Muntjacus* tritt Säugen auf drei Extremitäten stehend fakultativ auf (DUBOST 1971).

Eine simultane Analpflege der Mutter am Jungtier während des Säugens (sä) wurde von mir bei *T. javanicus* nie beobachtet, ist jedoch bei *H.*

Verhalten der Normalart (DUBOST 1975). Das Muttertier kontrolliert beim Säugen sa optisch und akustisch die Umgebung, leckt darzwischen das Jungtier sa am Kopf und Rücken, entfernt sehr sorgfältig Milchreste von den Lippen des Jungen und massiert sich etwa jede Minute während II bis III Ses. das eigene Gesäuge (Abb. 56). Im Gegensatz zu *M. agouti* sa-pp, die ohne Körperkontakte seitens des Jungtieres ständig die Säugetposition einnehmen (DUBOST 1975), ist bei *T. javanicus* sa-pp ein sa sa oder sa notwendig, damit eine Hinterextremität ausgefahren wird.

SÄUGEN DURCH JUNGTIERE sa: Abb. 56



Abb. 56 Das Muttertier steht in typischer Säugethaltung mit hochgehobener Hinterextremität. Gleichzeitig massiert es sich das Gesäuge. Das Jungtier säugt sa am Euter der Mutter.

**Beschreibung:** Nachdem die Mutter eine Hinterextremität hochgehoben hat, biegt das (stehende) Jungtier die Vorderextremitäten in den Ellbogengelenken etwas ein, spreizt die Hinterbeine, streckt den Hals nach vorne und hält die Nase ein wenig höher als die Horizontale (Abb. 56). Gleichzeitig nimmt es eine Zitze ins Maul. In der ersten Lebenswoche wechselt das Jungtier die Zitze alle 3 bis 5 Sek.

Anfänglich saugt es vermutlich noch nicht richtig, sondern presst die leicht fließende Milch aus, wie es auch bei *Sus scrofa* (GUNDLACH 1968) und *Camelus bactrianus* (HEDIGER, pers. Mitt.) beobachtet wurde. Die maximale Saugzeit pro Zitze geht auch später nicht über 20 Sek. hinaus. Beim Zitzenwechsel dreht das Jungtier den Kopf häufig ein wenig um die Längsachse. Der Schwanz wird an der Wurzel etwas abgestellt und zittert fakultativ. Während des Saugens (saj) ist ein gut hörbares, schmatzendes Geräusch zu vernehmen.

Im Alter von etwa 1 Woche beginnt das Jungtier vor dem eigentlichen Saugen (saj) das Gesäuge der Mutter mit ss und sh zu bearbeiten, was der Vormassage der Suiden (GUNDLACH 1968) entspricht. Auch während des Saugens (saj) werden diese Elemente gelegentlich wiederholt. Saugen (saj) wird vom Jungtier ein- bis zweimal unterbrochen. Es leckt sich dabei die Lippen, kontrolliert die Umgebung (si) und fährt dann, meist in etwas veränderter Position, mit saj weiter. Am Ende von saj bleibt das Junge für einige Sekunden stehen (st) und leckt sich die Lippen und das Rhinarium.

**Bemerkungen:** Wer die Initiative zum Säugen (sä) oder Saugen (saj) ergreift, geht aus Tab. 14 hervor.

In EH-links, das gross, reich strukturiert und deshalb als natürlicher zu betrachten ist, sucht in der 1. Lebenswoche das Muttertier ihr Junges zum Säugen (sä) auf. Von der 2. Woche an ist das Jungtier, mit 2 Ausnahmen, der Initiant für Saugen (saj). Im kleinen und nicht strukturierten Käfig KK überwiegt in der 1. Lebenswoche die Initiative des Jungtieres. In der 2. Woche sind Mutter und Junges etwa gleich häufig Akteure und in der 3. Periode ist, in Übereinstimmung mit dem Ergebnis in EH-links, das Jungtier der Initiant für Saugen (saj).

Tab. 14: Initiative zum Säugen (sä) bzw. Saugen (saj) zweier Jungtiere der gleichen Mutter in unterschiedlichen Käfigen (♀ 209 im Käfig KK, ♀ 211 im Käfig EH-links).

| Alter der Jungtiere<br>in Wochen | Initiative durch  |               |                   |               |
|----------------------------------|-------------------|---------------|-------------------|---------------|
|                                  | Jungtier<br>♀ 209 | Mutter<br>♀ 4 | Jungtier<br>♀ 211 | Mutter<br>♀ 4 |
| 1                                | 3                 | 1             | 0                 | 4             |
| 2                                | 3                 | 4             | 5                 | 0             |
| 3-10                             | 8                 | 0             |                   |               |
| 3-13                             |                   |               | 11                | 2             |

Bei der Initiative zum Säugen (sä) zeigte ♀ 4 am ersten Lebenstag vom ♀ 211 ein Element, das *H. aquaticus* fehlt (DUBOST 1975) und bei *T. napu* noch nicht beschrieben ist (DAVIS 1965; RALLS et al. 1975): das Hochmachen des Jungtieres durch die Mutter (hmj). ♀ 4 näherte sich ♀ 211, das in einer Ecke lag, fiepte mehrmals, stand neben dem Jungtier, fiepte erneut und leckte dann Kopf und Rücken des Jungen, das keine Reaktion zeigte. Darauf schob ♀ 4 sein Rhinarium und den Nasenrücken unter die Brust von ♀ 211 und hob das Jungtier vorne hoch, das gleich darauf wieder in die Liegeposition zurücksank. Dieses Hochmachen (hmj) wiederholte sich insgesamt 6-mal, bis ♀ 211 aufstand (as) und in der darauffolgenden Minute saugte (saj). Wer das Saugen (saj) bzw. Säugen (sä) beendet, ist Tab. 15 zu entnehmen.

In EH-links wurden mit einer Ausnahme alle Säugesequenzen vom Muttertier beendet. In KK unterbrach in den ersten zwei Lebenswochen überwiegend das Jungtier das Saugen (saj) und erst in der dritten Periode führte wiederum in annähernder Übereinstimmung mit dem Resultat von EH-links, vor allem die Mutter das Ende von sä bzw. saj herbei. Auch hier ist nicht zu entscheiden, ob diese voneinander abweichenden Ergebnisse auf die Raumsituation zurückzuführen sind. Vielleicht handelt es sich um Unterschiede im individuellen Verhalten der Jungtiere.

Tab. 15: Beenden des Saugens (saj) bzw. Säugens (sä) zweier Jungtiere der gleichen Mutter in unterschiedlichen Käfigen (♀ 209 im Käfig KK, ♀ 211 im Käfig EH-links).

| Alter der Jungtiere<br>in Wochen | Beendet durch     |               |                   |               |
|----------------------------------|-------------------|---------------|-------------------|---------------|
|                                  | Jungtier<br>♀ 209 | Mutter<br>♀ 4 | Jungtier<br>♀ 211 | Mutter<br>♀ 4 |
| 1                                | 6                 | 1             | 0                 | 4             |
| 2                                | 5                 | 2             | 1                 | 4             |
| 3-10                             | 2                 | 6             |                   |               |
| 3-13                             |                   |               | 0                 | 13            |

#### SAEUGEN-VERWEIGERN (säv): Abb. 57

Beschreibung: Nach ss oder sh des Jungtieres an der Inguinalzone der Mutter, streckt diese die Hinterextremitätengelenke, hebt dadurch den Hinterkörper an und geht (ge) weg oder stösst mit den Hinterextremitäten vom Boden ab und entfernt sich mit einem Sprung (Abb. 57).

Bemerkungen: Von der Endhandlung her betrachtet, hat dieses Element zwei verschiedene Funktionen. Die Mutter zeigt säv, wenn sie nicht zum Säugen bereit ist, weil eben eine Säugesequenz abgeschlossen, die Milchmenge im Gesäuge, zumindest hypothetisch, zu gering, das Muttertier im Sexualverhalten beschäftigt oder die Säugemotivation aus anderen Gründen gering ist.

Das gleiche Element wird auch dann eingesetzt, wenn die Mutter ihr Junges zu einem optisch geschützten Platz lockt, um es dort saugen (saj) zu lassen.

Der Käfig EH-links weist in der Beobachtungseinheit VI eine durch Pflanzenbewuchs und einen grossen Wurzelstock optisch gut geschützte Stelle auf, die häufig zum Säugen (sä) aufgesucht wird. Es stellte sich die Frage, ob bei der Wahl des Säugeplatzes eine Gesetzmässigkeit auftritt.

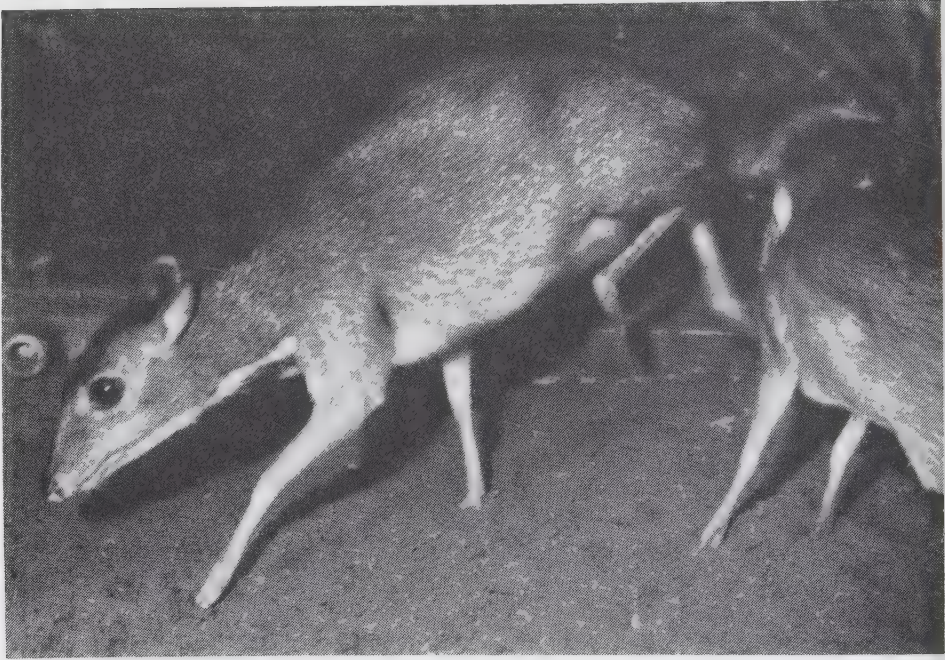


Abb. 57: ♀ 4 verweigert mit einem Sprung das Säugen (säv).

Abb. 58 zeigt die in EH-links registrierten 22 Säugeplätze, die nach ihrer Struktur in Tab. 16 einander gegenübergestellt werden.

Tab. 16: Vergleich der Säugeplätze an offenen und optisch geschützten Stellen während der ganzen Säugezeit von ♀ 4 und dem Jungtier ♀ 211 im Käfig EH-links

| Alter in Wochen | Säugeplatz |           |
|-----------------|------------|-----------|
|                 | offen      | geschützt |
| 1               | 4          | 0         |
| 2               | 3          | 2         |
| 3-13            | 1          | 12        |

In der ersten Lebenswoche, während der die Mutter ♀ 4 ihr Junges ♀ 211 zum Säugen (sä) aufsucht, wird keine geschützte Stelle ausgewählt. ♀ 4

GEHEGE EH-LINKS:

1 *Allocasia unnci*, 2 *Ficus spec.*, 3 *Dracaena spec.*, 4 *Aechmea fasciata*, 5 Wassergefäß, 6 Futtergefäß, 7 Schlafbäume und 7a Futterbaum der Flughunde, 8 Wurzeln, I-VI Beobachtungseinheiten im Gehege, Dimensionen 15 x 1,6m

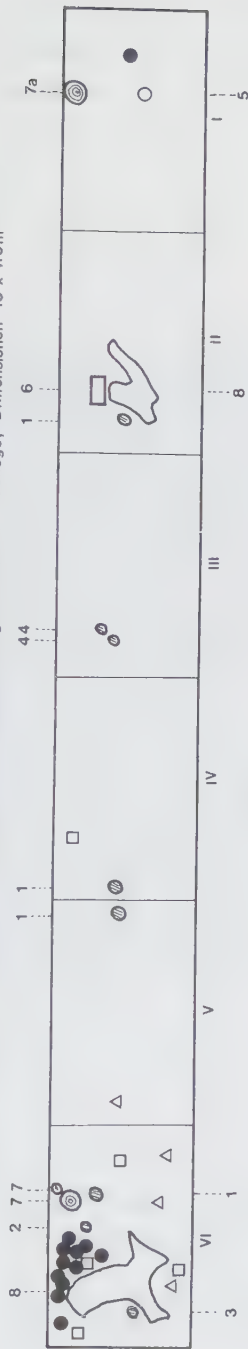


Abb. 58:

Verteilung von 22 Säugetieren im Käfig EH-links. Alter des Jungtieres in Wochen:  $\Delta$  1,  $\square$  2,  $\bullet$  3 - 13.

äusser: säv in der schwachen Form (Hinterextremitätengelenke strecken und gehen ge) und die Distanz zwischen dem ersten Inguinalkontakt des Jungen an der Mutter bis zum Einnehmen der Sägeposition durch letztere beträgt max. 1 m. In der 2. Lebenswoche wird an offenen und geschützten Plätzen gesäugt. Die Mutter führt ihr Jungtier durch säv bereits über grössere Distanzen zum bevorzugten Sägeplatz. In der 3. Periode während der das Junge Initiant zum Saugen (saj) ist und die Mutter dazu an irgend einer Stelle des Käfigs aufsucht, setzt ♀ 4 säv auch in der stärkeren Variante (durch Sprung, Abb. 58) ein. säv wird vielfach wiederholt und die Distanz zwischen dem ersten Inguinalkontakt und dem Saugen (saj) kann bis zu 15 m betragen. Dieses gezielte Wählen eines optisch geschützten Platzes zum Säugen (sä) gehört in den Funktionskreis der Feindvermeidung. Der Grund, weshalb die Mutter das Junge nicht bereits in den ersten beiden Lebenswochen zum geschützten Platz lockt, liegt wohl darin, dass der Einsatz von langem säv die Motivation des Jungtieres zum Saugen (saj) abbauen würde. Das Junge muss offensichtlich lernen, auch bei zeitlich und örtlich langem säv der Mutter zu folgen, was es von der 3. Lebenswoche an beherrscht.

#### KOTABFRESSEN (kf): Abb. 59

Beschreibung: Meist ohne vorangehendes Riechen am After (na) beginnt ein adultes Tier die Schwanzwurzel des Jungtieres zu lecken (lepj), das schon die Hinterextremitätengelenke streckt und den Schwanz seitlich weghebt oder nach oben schlägt. Darauf leckt der Akteur die Analzone und klaubt mit den Incisivi inf. einzelne Kotpillen aus dem Rectum, die anschliessend gefressen werden.

Die Dauer dieses Verhaltens variiert stark, von wenigen Sekunden bis zu 5 Minuten.

Akteur ist in den meisten Fällen die Mutter, weniger zahlreich das ♀, das bis dahin ohne Nachwuchs war und selten das ♂.

Bemerkungen: Nach WALTHER (1968) hat dieses Element, wie das nächstfolgende (Hartrinken hatj), die Funktion, Jungtiere des Abliegetyps olfaktorisch reizarm zu halten.

HARNTRINKEN ADULTER AN JUVENILIEN (hatj): Abb. 59



Abb. 59: Die Mutter ♀ 4 frisst Kot ab (kf) oder trinkt Harn (hatj) am Jungtier ♀ 211.

Beschreibung: Durch intensives Lecken der Anogenitalzone von juvenilen ♀♀ und der Präputialzone von juvenilen ♂♂ wird der Harnfluss angeregt. Der Urin wird abgeleckt und geschluckt. Die Einnahme der Stellung, wie sie in Abb. 59 sichtbar ist, geht auf die gleiche Weise vor sich wie beim Kotabfressen (kf), falls das Jungtier weiblich ist.

Männliche Jungtiere heben manchmal während hatj eine Hinterextremität hoch, wie dies adulte ♂♂ im Sexualverhalten zeigen, wenn ♀♀ an ihnen harnriechen (har) oder harntrinken (hat), was die Annahme bekräftigt, beim Verhalten der Adulten handle es sich um einen Infantilismus.

Bemerkungen: Die Funktion dieses Elementes ist mit jener von kf identisch.

### 6. 8. 2. Säugedauer

In Abb. 60 ist die Säugedauer von 41 bei ♀ 4 als Mutter und den ♀♀ 209 und 211 beobachteten Säugesequenzen dargestellt. Die Säugedauer ist generell sehr lang.

Von maximalen Werten in der 1. Lebenswoche, während der die Jungtiere noch keine feste Nahrung zu sich nehmen, sinkt die mittlere Säugedauer in der 2. und weiterhin in den 3. und 4. Lebenswochen. Gegen Ende der 2. Lebenswoche fressen Jungtiere pflanzliches Futter und zu Beginn der 3. kauen sie regelmässig wieder (wk). Diese Abnahme lässt sich also mit dem Futtererwerbsverhalten erklären. Den erneuten Anstieg in den 5. und 6. Wochen, der bei *H. aquaticus*, allerdings 4 Wochen später, ebenfalls auftritt, bringt DUBOST (1975) in Zusammenhang mit dem Wachstum der Jungtiere allgemein und jenem der ersten Molaren im Besonderen. Ob diese Erklärung auch für *T. javanicus* zutrifft, ist nicht zu entscheiden, da keine vergleichenden Gewichtsangaben vorliegen und über die Zahnentwicklung nichts bekannt ist.

Besonders auffällig sind die enormen Streuungen der Säugedauer. Dies kann begründet werden mit einer sehr unterschiedlichen Säugemotivation des Muttertiers, falls diese das Säugen (sä) unterbricht oder mit unterschiedlich grossem Hunger, wenn das Jungtier das Saugen (saj) beendet. Es ist durchaus möglich, dass Störungen von aussen, die ich nicht zu registrieren im Stande war, die Mutter zum Unterbrechen des Säugens (sä) und folglich zum Verkürzen der Säugedauer veranlasst haben.

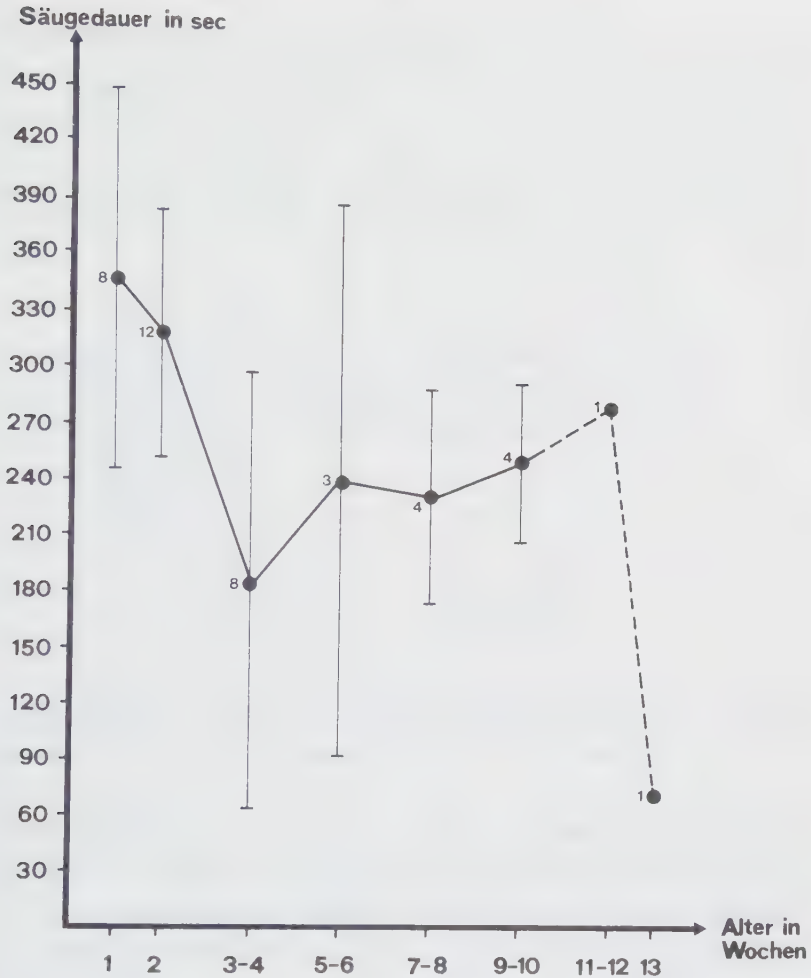


Abb. 60: Säugedauer von ♀ 4 als Mutter und den Jungtieren ♀♀ 209 und 211 während der ganzen Laktationszeit. Die grossen Punkte bedeuten Mittelwerte. Die senkrechten Geraden geben die Streuung an. Ziffern neben den Mittelwerten nennen die Anzahl der Beobachtungen, die den Mittelwerten und Streuungen zugrunde liegen.

In Abb. 60 ist die Laktationszeit zu erkennen. Sie beträgt bei *T. javanicus* 10 bis 13 Wochen und ist verglichen mit *H. aquaticus* wesentlich kürzer; von letzterem nennt DUBOST (1975) 9 Monate, was sicher nicht nur auf das langsamere Wachstum von *H. aquaticus* zurückzuführen ist.

Jungtiere von *T. javanicus* können im Alter von 1 Monat ohne Muttermilch überleben und sich normal entwickeln, wie das Beispiel von ♂ 207 zeigt, dessen Mutter starb, als das Jungtier 4 Wochen alt war.

An Berechnungen zur Saugfrequenz liegen die in Tab. 17 angeführten Werte vor.

Tab. 17: Saugfrequenz zwischen dem 2. und dem 14. Lebenstag.

| Alter in Tagen | Saugen/h | Beob.-dauer in Stunden | Tageszeit der Beobachtung |
|----------------|----------|------------------------|---------------------------|
| 2              | 0,5      | 6                      | nachmittags               |
| 3              | 0,13     | 8                      | nachmittags und nachts    |
| 8              | 0,21     | 14                     | nachts                    |
| 11             | 0,21     | 14                     | nachts                    |
| 14             | 0,14     | 14                     | nachts                    |

Vergleicht man die auf wenigen Werten beruhenden Saugfrequenzen in Tab. 17 mit Angaben über *H. aquaticus* und *Sus scrofa*, ist zu erkennen, dass *T. javanicus*-♀♀ wesentlich seltener säugen (sä). Im gleichen Alter saugen Frischlinge von *Sus scrofa* 1,11 bis 1,44 mal pro Stunde (GUNDLACH 1968) und Junge von *H. aquaticus* werden 0,75 bis 1,0 mal pro Stunde gesäugt (DUBOST 1975). Dieses Ergebnis passt gut in die Vorstellung, *T. javanicus* sei ein extremer Abliege-Typ. Die ♀♀ säugen (sä) selten, dafür pro Säugesequenz länger.

## 7. DISKUSSION

Die meisten Ergebnisse sind bereits bei der Beschreibung der Verhaltenselemente, der anatomischen Befunde und der Verteilung der sozialen Kontakte auf die Mitglieder einer etablierten Gruppe diskutiert worden. In der Folge möchte ich nochmals auf einige der Resultate eingehen.

Anatomisch bemerkenswert ist der Dermalschild, der bis anhin nur von *H. aquaticus* bekannt war und von DUBOST und TERRADE (1970) als Schutz gegen mechanische Einflüsse bei schneller Lokomotion durch dichten Unterwuchs interpretiert wurde. Eine neue Interpretation des von MILNE-EDWARDS (1864) entdeckten Rückenschildes aus Knochenplatten und verknöcherten Sehnen sieht dieses aufwendige Gebilde als Stütze des ♂ während der ungewöhnlich langen Kopulation, die zudem noch in einer für Traguliden atypischen Haltung ausgeführt wird. Neu entdeckt worden sind Drüsen am Analpol und am Präputium, Komplexe, die DUBOST (1965, 1975) bei *H. aquaticus* als primitive Merkmale bezeichnet hat.

Kleinkantschile haben die Möglichkeit, optisch, olfaktorisch-gustatorisch und akustisch zu kommunizieren. Da sie nicht ausschliesslich nachtaktiv sind wie *H. aquaticus* (DUBOST 1975), ist anzunehmen, dass die optische Information eine grössere Rolle spielt. In dieser Richtung weist das Optische Erkennen eines sich nähernden Tieres als Artgenosse (oe). Verstärkt wird diese Vermutung durch die ranganzeigenden Elemente (vh, vt, og, oa), die beim Afrikanischen Hirschferkel fehlen (DUBOST 1975). Olfaktorisch-gustatorisch werden Informationen übermittelt, indem Duftstoffe an Gegenständen (ig) oder an ♀♀ (ip) deponiert werden; bei *T. javanicus* sind hier nur ♂♂ aktiv, während bei *T. napu* auch ♀♀ mit ihrer wesentlich kleineren Interramaldrüse markieren (RALLS et al. 1975). Einmalig unter Wiederkäuern ist das Analfeldmarkieren, das von *Sus scrofa* hin und wieder ausgeführt wird (EISENBERG und LOCKHART, 1972). In der akustischen Kontaktnahme fallen

sehr hohe Töne (bis 16 khz) auf, die vom Jungtier in Schrecksituationen ausgestossen werden. Diese Töne liegen in ihrer Frequenz wesentlich höher als vergleichbare Rufe bei *T. napu* und *H. aquaticus* (DUBOST 1975; RALLS et al. 1975). Akustische Kontaktnahmen spielen besonders zwischen der Mutter und ihrem Jungtier. An Rodentier oder Lagomorpha erinnert das Element Trommeln (tr), das beim Kleinkantschil Ausdruck hoher Erregung ist und das auch bei *T. napu* aber nicht bei *H. aquaticus* vorkommt.

Im aggressiven Verhalten sind Körperverletzungen Ausnahmen. Angriffe auf den Betreuer, wie RALLS et al. (1975) dies für *T. napu* mitteilen, fehlen bei *T. javanicus*.

Als physiologische Besonderheit sind *T. javanicus*-♀♀ obligatorisch post-partum oestrisch, was für *T. napu*-♀♀ fakultativ und für *H. aquaticus* nicht beschrieben ist (DUBOST 1975; RALLS et al. 1975).

Die für alle Traguliden typische Säugeposition, auf drei Beinen stehend mit einer angezogenen Hinterextremität, gilt als phylogenetischer Uebergang von Säugen (sä) im Liegen der Suiden (GUNDLACH 1968), über das Säugen im Stehen oder Kauern der Tayassuiden (HEDIGER, pers. Mitt.; SCHMIDT 1976) zum Säugen auf allen vier Extremitäten stehend, wie dies *Muntjacus* ausführt (DUBOST 1971).

Im Unterschied zu *H. aquaticus* wendet das ♂ von *T. javanicus* im Sexualverhalten aggressiv gefärbte oder aggressive Elemente an (hmó♀ und be) (DUBOST 1975).

Wie RALLS et al. (1975) bemerken, stellen alle Traguliden Vertreter jener kleinen bodenlebenden Waldbewohner dar, die vermutlich in permanenten Wohnräumen leben und während des ganzen Jahres ausreichend mit Nahrung versorgt sind. Wie die Verhältnisse von *T. javanicus* sind, ist unbekannt. Meine Beobachtungen im Zoo weisen darauf hin, dass die selten auftretenden Aggressionen zwischen ♀♀, die bevorzugte soziopositive Behandlung eines ♀ durch das ♂ und das aggressive Ver-

halten des ♂ gegen ein anderes ♀ Indizien sind, die in Richtung Paarbindung deuten. Hier wäre ein Ansatz für experimentelle Arbeit, die ausserhalb Südostasiens, wegen der Seltenheit der Tiere, kaum ein Zoo zulassen würde.

## 8. ZUSAMMENFASSUNG

Von Dezember 1974 bis Ende Jahr 1977 beobachtete ich Kleinkantschile (*Tragus javanicus*) in den Zoos "Artis" (Amsterdam) und Zürich mit dem Ziel, ein möglichst vollständiges Ethogramm und Angaben über das Sozialverhalten zu erarbeiten.

Erhebliche Schwierigkeiten während der Beobachtungen bereiteten die teilweise extrem schnellen Verhaltensabläufe. Als technische Hilfsmittel kamen Foto-, Film-, Video- und Tonbandaufnahmen zur Anwendung.

Im Laufe der Arbeit drängte sich eine grobmorphologisch-anatomische Untersuchung verschiedener Körperteile auf.

1. Bezogen auf die Tag-Nachtaktivität sind Kleinkantschile polyphasisch.
2. Die grobmorphologisch-anatomischen Untersuchungen ergaben folgende Ergebnisse.  
♂ von *T. javanicus* verfügen über verlängerte Canini sup., die während des ganzen Lebens wachsen und deren Spitzen in reich strukturierter Umgebung in unregelmässigen Abständen abbrechen. Als anatomische Exklusivität besitzen ♂ einen knöchernen Rückenschild, der sich zusammensetzt aus einer das Becken bedeckenden Knochenplatte und den daran anschliessenden verknöcherten Sehnen, die im Bereich der Scapulae enden. Die Haut beider Geschlechter ist in der Beckenregion zu einem Dermalschild umgebildet. Sowohl Rücken- wie Dermalschild stehen in keinem Zusammenhang mit dem aggressiven Verhalten. Der Erstere stützt ♂ während der Kopulation und der Dermalschild schützt den Rücken während schneller Lokomotion in dichter Vegetation. Im Zusammenhang mit dem Markierverhalten wurden am Analpol von ♂ 4 verschiedene Drüsenformationen (Paraproktodäal-, Proktodäal-, Subcaudal- und Hodenfelddrüsen) und ausserdem eine Präputialdrüse gefunden.
3. Im soziopositiven Verhalten werden Elemente der geruchlichen Kontaktnahme überwiegend an den Kopf-, Anal-, Inguinal- und Flankenzone geäussert.
4. Im aggressiven Verhaltenskreis wenden Kleinkantschile ranganzeigende Elemente, in ihrer Intensität abgestufte aggressive Verhaltensweisen und entsprechende Antwortverhalten an. Unter den Letzten sind besonders die Fluchthemmung während des Gebissenswerdens und das als Ausdruck sozialer Belästigung interpretierte Mundwinkelziehen zu erwähnen. ♂ greifen überwiegend frontal, ♀ lateral an. Verletzungen während aggressiver Interaktionen sind Ausnahmen.
5. Im Zusammenhang mit dem Markierverhalten ist die bei ♂ um ein Mehrfaches grössere Interramaldrüse hervorzuheben. Spezi-

elle Verhaltensweisen zur Deponierung von Geruchsstoffen zeigen nur ♂♂, die dazu das Element Interramaldrüsenmarkieren an Gegenständen und am Partner sowie das unter Wiederkäuern einmalige Analfeldmarkieren einsetzen. Die Defäkation erfolgt örtlich geballt, die Miktion mehr oder weniger lokal. In Ausnahmesituationen steigen die Frequenzen des Interramaldrüsenmarkierens signifikant, jene des Analfeldmarkierens teils gesichert. Bei der Konfrontation zweier ♂♂ markierte der dominante häufiger und der submissive stellte die Markiertätigkeit ein.

6. Bei Erregung trommeln beide Geschlechter, die ♂♂ wetzen zudem mit den Zähnen. Analfeldmarkieren gehört ebenfalls in den Motivationskreis des Arousals.
7. Im Sexualverhalten tritt als häufigstes Werbeelement des ♂ Interramaldrüsenmarkieren am Partner auf. Beide Geschlechter trinken Harn des Partners. Nur ♂♂ flehmen. Infantilismen sind die Elemente Saugen durch ♂♂ sowie das Hochhalten einer Hinterextremität des ♂, während ein ♀ Harn trinkt. Die Werbephase des ♂ am voröstrischen ♀ ist lang und heftig, jene am hochöstrischen kurz und ruhiger. In der Werbung treten aggressiv getönte (Hochmachen des ♀ durch das ♂, Schnauben) und aggressive Elemente auf (Beissen in den Kopf). Geglückte Kopulationen dauern für Ruminantia sehr lange (Durchschnitt 233,5 Sek.). Postkopulatorisches Verhalten beschränkt sich auf Elemente des Komfortverhaltens. Nach langen Kopulationen dauert die Refraktärzeit eine knappe Stunde.
8. Akustisch äussern sich Kleinkantschile mittels hohen Fieplauten (zwischen 1 und 16 khz), die vorwiegend zwischen Mutter und Jungtier ausgetauscht werden.
9. Die Tragzeit von *T. javanicus* beträgt 139 bis 141 Tage. Der Kleinkantschil ist unipar. ♀♀ sind regelmässig postpartum östrisch.
10. Allen Traguliden ist im Mutter-Kind-Verhalten die Säugeposition im Stehen mit einer hochgehobenen Hinterextremität eigen. In einem natürlich bepflanzten grossen Käfig sucht in der 1. Lebenswoche die Mutter ihr Junges zum Säugen auf, später ist das Jungtier der Initiant. Im gleichen Käfig unterbricht überwiegend das Muttertier das Säugen. In einem kleinen Käfig weichen die entsprechenden Ergebnisse ab. Anogenitalpflege durch die Mutter ist bei *T. javanicus* nicht simultan mit dem Säugen. Von der 2. Lebenswoche an lockt die Mutter ihr Junges mit dem Element Säugenverweigern an einen optisch geschützten Platz, um es dort saugen zu lassen. Die Säugedauer ist lang (Mittelwerte zwischen 185 und 350 Sek.). Die Laktationszeit beträgt 10 bis 13 Wochen.
11. Bei der Verteilung der sozialen Elemente in einer etablierten Kleinkantschilgruppe ergaben sich folgende Resultate:

Bei den soziopositiven Geruchskontakten bevorzugt das ♂ das sich regelmässig fortpflanzende ♀, das seinerseits das ♂ als Rezeptor für Nasen-Kopf- und Inguinalkontakte vorzieht. Für das Muttertier ist ihr Junges wichtigster Rezeptor für Naso-anal-Kontakte. Das sich nicht fortpflanzende adulte ♀ ist selten Rezeptor von Geruchskontakten. Es führt als Akteur wenige Nasen-Kopf-Kontakte und etwas zahlreichere Naso-anal-Kontakte an allen Mitgliedern der Gruppe in etwa gleichem Mass aus. Das Jungtier riecht häufig am Kopf aller Mitglieder, wesentlich seltener am Analpol, wo das ♂ bevorzugt wird, und nimmt in sehr zahlreichen Fällen Kontakt auf mit der Inguinalzone der Mutter. Das ♂ verhindert Nasen-Kopf-Kontakte des sich nicht fortpflanzenden ♀.

Beim Interramaldrüsenmarkieren am Partner ist das sich regelmässig fortpflanzende ♀ der einzige Rezeptor von Bedeutung.

Aggressive Elemente werden in überwiegender Zahl vom ♂ ausgesandt. Als Rezeptor nimmt das sich nicht fortpflanzende ♀ den ersten Rang ein. Dieses und das Jungtier sind nie Akteure im aggressiven Verhalten, das Jungtier nur ausnahmsweise Rezeptor.

Die Verteilung der Elemente des Sozialverhaltens auf die Gruppenmitglieder lässt vermuten, dass *T. javanicus* die Tendenz hat, paarweise zu leben.

12. Verglichen mit dem Verhalten der Suiden, Tayassuiden und höherer Artiodactyla nimmt *T. javanicus* zusammen mit den übrigen Traguliden eine Zwischenstellung ein, weist aber z.B. im Bereich des Markierverhaltens erhebliche Spezialisierungen auf.
13. Insgesamt werden 51 Elemente ausführlich beschrieben und ein grosser Teil im Bild vorgestellt. Weitere Verhaltensweisen sind erwähnt.

## 9. LITERATURVERZEICHNIS

- Aeschlimann, A. (1963): Observations sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton Smith) une Antilope de la Forêt éburnéenne. *Acta tropica* 20, 341-368.
- Altmann, D. (1969): Harnen und Koten bei Säugetieren. *Neue Brehm-bücherei* 404.
- Armitage, K.B. (1967): Scent marking by Yellow-bellied Marmots. *J. Mamm.* 57, 3, 583-584.
- Asdell, S.A. (1946): *Patterns of Mammalian Reproduction*, New York.
- Barrette, C. (1977): The Social Behaviour of Captive Muntjacs, *Muntiacus reevesi* (Ogilby 1839). *Z. Tierpsychol.* 43, 188-213.
- Backhaus, D. (1960): Zur Anpassung der Giraffengazelle, *Litocranius walleri* Brooke, 1879, an trockene Lebensräume. *Säugetierk. Mitt.* 8, 43-45.
- Bloch, S., H. Hediger, H.G. Lloyd, C. Müller und F. Strauss (1967): Beobachtungen zur Superfetation beim Feldhasen (*Lepus europaeus*). *Z. Jagdwiss.* 13, 49-52.
- Brinkmann, A. (1911): Bidrag til kundskaben om Drøvtyggenes hudkirtelorganer. København. zit. Schaffer (1940).
- Buechner, H.K. und R. Schloeth (1965): Ceremonial mating behavior in Uganda Kob (*Adenota kob thomasi* Neumann). *Z. Tierpsychol.* 22, 209-225.
- Burch, R., pers. Mitt.
- Burckhardt, O. (1958): Kindliches Verhalten als Ausdrucksbewegung im Fortpflanzungszeremoniell einiger Wiederkäuer. *Rev. suisse Zool.* 65, 311-316.
- Bützler, W. (1970): *Cervus elaphus* (Cervidae) Paarungsverhalten. *Encyclopaedia cinematographica*. Göttingen.
- Cadigan, F.C., Jr. (1972): A brief report on copulatory and perinatal behaviour of the lesser Malayan mouse deer (*Tragulus javanicus*). *Malay. Nat. J.* 25, 112-116.
- Carlsson, A. (1926): Ueber die Tragulidae und ihre Beziehung zu den übrigen Artiodactyla. *Acta Zoologica* 7, 69-100.
- Chasen, F.N. (1940): Handlist of Malaysian mammals. *Bull. Raffles Mus.* 15, 1-209.

- Christian, J.J. (1960): Factors in Mass Mortality of a Herd of Sika Deer (*Cervus nippon*). *Chesapeake Science*, 1, 79-95.
- Colbert, E.H. (1961): *Evolution of the Vertebrates*. New York.
- Crandall, L.S. (1964): *The Management of Wild Mammals in Captivity*. Univ. Chicago Press.
- Dakkus, P.M.W. (1932): De kantjil. *Trop. Natuur* 21, 112-115.
- Davis, J.A., Jr. (1965): A preliminary report of the reproductive behavior of the Small Malayan Chevrotain *Tragulus javanicus* at the New York Zoo. *Int. Zoo Yb.* 5, 42-44.
- Davis, J.A., Jr. (1967): Identity of the chevrotains at the New York Zoo. *Int. Zoo Yb.* 7, appendix.
- Dittrich, L. (1978): Wie man als Dikdik zur Welt kommt. *Der Zoofreund* Nr. 29, 2-4.
- Dobroruka, L.J. (1967): On the nomenclature and taxonomy of the lesser mouse deer of Java. *Mammalia* 31, 456-458.
- Docters van Leeuwen, W. van (1921): Het Javaansche dwerghertje, de kantjil. *Trop. Natuur* 10, 94-96.
- Dubost, G. (1965): Quelques traits du comportement de *Hyemoschus aquaticus* (Tragulidae, Ruminantia, Artiodactyla). *Biol. Gabon.* 1, 283-287.
- Dubost, G. (1965): Glande préputiale du Chevrotain aquatique *Hyemoschus aquaticus* Ogilby (Tragulidae, Ruminantia). *Biol. Gabon.* 1, 313-318.
- Dubost, G. (1971): Observations éthologique sur le Muntjak (*Muntiacus muntjak* Zimmermann 1780 et *M. reevesi* Ogilby 1839) en captivité et semi-liberté. *Z. Tierpsychol.* 28, 387-427.
- Dubost, G. (1975): Le comportement du Chevrotain africain, *Hyemoschus aquaticus* Ogilby (Artiodactyla, Ruminantia). *Z. Tierpsychol.* 37, 403-501.
- Dubost, G. und R. Terrade (1970): La transformation de la peau des Tragulidae en bouclier protecteur. *Mammalia* 34, 505-513.
- Eisenberg, J.F. und M. Lockhart (1972): An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smith. Contrib. Zool.* 101, 1-118.

- Eisenberg, J. F. und G. M. McKay (1974): Comparison of ungulate adaptations in the New World and Old World tropical forests with special reference to Ceylon and the rainforests of Central America. In: The Behaviour of Ungulates and its relation to management, V. Geist und F. Walther eds. IUCN Publ. n.s. 24, 2, 585-602.
- Estes, R. D. (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* 36, 315-341.
- Ewer, R. F. (1976): Ethologie der Säugetiere. Berlin und Hamburg.
- Fiedler, W. (1957): Beobachtungen zum Markierverhalten einiger Säugetiere, *Z. Säugetierkunde* 22, 57-76.
- Frädrich, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas) unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. *Z. Tierpsychol.* 22, 328-393.
- Frädrich, H. (1967): Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flusspferde (Hippopotamidae). *Hdb. Zool.* 10, 26, 1-44.
- Fraser, A. F. (1968): Reproductive Behaviour of Ungulates. London und New York.
- Gray, J. E. (1836): On the Genus *Moschus* of Linnaeus with description of two new species. zit. Schaffer (1940).
- Grzimeks Tierleben, Säugetiere 4 (1973): Systematische Uebersicht. 515-522, Zürich.
- Gundlach, H. (1968): Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltensontogenese und Tagesperiodik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Z. Tierpsychol.* 25, 955-995.
- Halder, U. und R. Schenkel (1972): Das Riehgähnen bei Rindern (Bovidae). *Z. Säugetierk.* 37, 232-245.
- Heck, L. (1973): Familie Hirschferkel. In Grzimeks Tierleben, Säugetiere 4, 150-152, Zürich.
- Hediger, H. (1942): Wildtiere in Gefangenschaft. Ein Grundriss der Tiergartenbiologie. Basel.
- Hediger, H. (1944): Die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wildtieren. *Schweiz. Z. f. Psychol.*, 3, 170-182.
- Hediger, H. (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung. *Bijdragen tot de Dierkunde* 28, 172-184.
- Hediger, H. (1954): Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Zürich.

- Hediger, H. (1976): Proper Names in the Animal Kingdom. *Experientia* 32, 1357-1364.
- Hediger, H., pers. Mitt.
- Hill, J. E. (1960): The Robinson collection of Malaysian mammals. *Bull. Raffles Mus.* 29, 1-112.
- Hinde, R. A. (1966): Animal Behaviour, a synthesis of ethology and comparative psychology. New York.
- Hoogerwerf, A. (1970): Ujung Kulon: The Land of the last Java Rhinoceros. Leiden.
- Johnson, R. P. (1976): Scent marking with urine in two races of the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*). *Behaviour* 55, 1-2, 81-93.
- Keller, R. (1977): Beitrag zur Ethologie des kleinen Pandas (*Ailurus fulgens*, CUVIER, 1825). Diss. Univ. Zürich.
- Kirschhofer, R. (1961): Hirschferkel und andere primitive Hirsche. *Kosmos* 57, 76-81.
- Kopstein, F. (n.d., um 1930): Zoologische Tropenreise. Batavia, Weltevreden, Soerabaia, Leiden.
- Krüger, W. (1958): Bewegungstypen. *Hdb. Zool.* 6 3, 1-56.
- Kummer, H. (1957): Soziales Verhalten einer Mantelpaviangruppe. Bern und Stuttgart.
- Leuthold, W. (1971): Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen (*Litocranius walleri*) im Tsavo National Park, Kenia. *Z. Säugetierk.* 36, 19-37.
- Leuthold, W. (1977): African Ungulates. A Comparative Review of Their Ethology and Behavioral Ecology. Berlin, Heidelberg, New York.
- Leyhausen, P. und R. Wolff (1959): Das Revier einer Hauskatze. *Z. Tierpsychol.* 16, 666-670.
- McHugh, T. (1958): Social Behavior of the American Buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica, N. Y. Zool. Soc.* 43, 1-40.
- Medway, Lord (1966): Fauna of Pulau Tioman: The mammals. *Bull. Nat. Mus. (Singapore)* 34, 9-32.
- Medway, Lord (1969): The wild mammals of Malaya and offshore islands including Singapore. Kuala Lumpur.

- Milne-Edwards, A. (1864): Recherches anatomiques, zoologiques et paléontologiques sur la famille des Chevrotains. Ann. Sc. nat. Zool. 2, 49-167.
- Müller-Schwarze, D. (1971): Pheromones in Black-tailed Deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Anim. Behav. 19, 141-152.
- Mykytowycz, R. (1970): The Role of Skin Glands in Mammalian Reproduction. In J.W. Johnston, D.G. Moulton, A. Turk (eds.), Communication by chemical signals. New York.
- Naaktgeboren, C. und E.J. Slijper (1970): Biologie der Geburt. Hamburg und Berlin.
- Nagel, U. und F. Lohri (1973): Die Languren der Kanha-Wiesen. In F. Kurt, ed., Zoologisch-ökologische Exkursion in den Kanha-Nationalpark (Indien), 1972. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 118, 71-85.
- Neal, B.J. (1959): A contribution on the life history of the collared peccary in Arizona. Amer. Midl. Nat. 61, 1, 177-190.
- Nieuwendijk, J.G. (1973): Kantjils. Artis 18, 204-207.
- Oppliger, H., pers. Mitt.
- Osbeck, P. (1757): Dagbok öfver en ostindisk resa aren 1750, 1751, 1752 etc., zit. Van Bemmél 1949.
- Pocock, R.I. (1919): On the external characters of existing chevrotains. Proc. Zool. Soc. Lond. 1-11.
- Portmann, A. (1965): Die Tiergestalt. Freiburg, Basel, Wien.
- Raffles (1821) zit. Van Bemmél 1949.
- Ralls, K. (1970): Duikers. Anim. King. 73, 18-23.
- Ralls, K. (1971): Mammalian Scent Marking, Science 171, 443-449.
- Ralls, K., C. Barasch und K. Minkowski (1975): Behavior of Captive Mouse Deer, *Tragulus napu*. Z. Tierpsychol. 37, 356-378.
- Robin, K., in Vorbereitung
- Robin, K. und F. Mettler, in Vorbereitung
- Robin, K. und C.R. Schmidt, in Vorbereitung
- Romer, A.S. (1966): Vertebrate Paleontology. Chicago.

- Russel, E.S. (1943): Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour. Proc. Linn. Soc. London 154, 195-216.
- Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Wien und Berlin.
- Schaller, G.B. (1967): The deer and the tiger. A study of wildlife in India. Chicago.
- Schenkel, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour, 1, 81-129.
- Schmidt, C.R. (1976): Verhalten einer Zoogruppe von Halsband-Pekaris (Tayassu tajaku). Diss. Univ. Zürich
- Schmidt, C.R., briefl. Mitt.
- Schmidt, E. (1911): Untersuchungen über den Magen der Wiederkäuer vornehmlich der Traguliden. Diss. Univ. Bern.
- Schultze-Westrum, Th. (1965): Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler Petaurus breviceps papuanus THOMAS (Marsupialia, Phalangeridae). Z. vgl. Physiol. 50, 151-220.
- Simpson, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of the mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, 1-350.
- Sody, H.J.V. (1941): Tweede bijdrage over de voortplantingstijden der Indische zoogedieren. Ned. Ind. Jager 11, 180-256.
- Sowls, I.K. (1966): Reproduction in the collared peccary (Tayassu tajacu). Symp. Zool. Soc. Land. 15, 155-172.
- Stemmer, G. (1909): Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Schild der männlichen Suiden mit Berücksichtigung der Fleischbeschau. Diss. zit. Dubost und Terrade 1970.
- Stone, W. und J.A.G. Rehn (1902) zit. Van Bemmelen 1949.
- Thenius, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere: Tragulina. Hdb. d. Zool. 8, 2, 449-452.
- Thiessen, D. und M. Rice (1976): Mammalian Scent Gland Marking and Social Behavior. Physiological Bulletin 83, 4, 505-539.
- Tubb, J.A. (1966): Notes on breeding the "mouse deer" (Tragulus kanchil) in captivity. Nat. Hist. Bull. Siam. Soc. 21, 87-91.
- Van Bemmelen, A.C.V. (1949): On the meaning of the name Cervus javanicus OSBECK 1765 (Tragulidae). Treubia 20, 378-380.

- Walther, F. (1961): Zum Kampfverhalten des Gerenuk (*Litocranius wal-  
leri*). *Natur und Volk* 91, 313-321.
- Walther, F. (1968): Verhalten der Gazellen. *Neue Brehmbücherei* 373.
- Whittow, G. C. (1976): Mouse-deer of Malay's forests. *Wildlife* 12,  
546-548.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology. The new Synthesis*. Cambridge,  
Massachusetts, London.

| Abkürzung | Element                                             | Definition                                                                     |
|-----------|-----------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
| ag        | Angriff                                             | Vorprellen gegen einen Partner                                                 |
| agt       | Angriffsanbahnung                                   | Voranschleichen des Kopfes gegen einen Partner, ohne Lokomotion                |
| am        | Knochenmarkmarkieren                                | sich auf das Analfeld setzen und es gegen den Boden pressen                    |
| ama (%)   | Ausweichen während aggr. einer Interaktion          | Distanz zwischen sich und einem aggr. Partner herstellen                       |
| am (%)    | Ausweichen des Q vor dem Interakt. Partnermarkieren | Kontakt zwischen sich und der Interakt. Partner des Q unterbrechen             |
| akp       | Ausweichen des Q während Kopulationselementen       | Distanz zwischen sich und dem aufsteigenden Q herstellen                       |
| be        | Beissen                                             | Zerbrechen des beim Angriff geöffneten Mauls um den Körper Teil eines Partners |
| fh        | Folgebleibung während des Gegenüberstehens          | während des Gegenüberstehens an Ort verharren                                  |
| fi        | Flegen                                              | Ausschlagen zupackender Töne                                                   |
| fl        | Flehmen                                             | Absenken des Unterkiefers in starre Haltung nach Harnrinnele                   |
| fr        | Fressen                                             | Futteraufnahme                                                                 |
| ga        | Galopp                                              | nach KREUZGANG (135°)                                                          |
| gko       | Gehend Kriechen                                     | Ablage von Kugeln während langweiliger Lokomotion                              |
| ha        | Harnen                                              | Urinabgabe                                                                     |
| har       | Harnschleichen                                      | Ausweichen der Hase gegen den Harnstrahl eines Partners<br>Distanz max. 5 cm   |

|      |                                           |                                                                                            |
|------|-------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| hat  | Harntrinken                               | Orale Aufnahme von Urin                                                                    |
| hatj | Harntrinken Adulter an Juvenilen          | nach WALTHER (1968)                                                                        |
| hmɔɔ | Hochmachen zwischen ɔɔ                    | zum Aufstehen veranlassen, beide Partner weiblich                                          |
| hmɔʔ | Hochmachen von ɔʔ an ɔʔ                   | zum Aufstehen veranlassen, Akteur: ɔʔ, Rezeptor: ɔ                                         |
| hmj  | Hochmachen des Jungtieres                 | Jungtier zum Aufstehen veranlassen, Akteur: Das Muttertier                                 |
| ho   | Hocken                                    | Sitzen auf Carpalgelenken und untergewinkelten Hinterbeinen                                |
| ig   | Interramaldrüsenmarkieren an Gegenständen | Ueberstreichen von Substrat mit der Interramaldrüse                                        |
| ip   | Interramaldrüsenmarkieren am Partner      | Ueberstreichen von Körperteilen eines Partners mit der Interramaldrüse                     |
| ka   | Kinn auflegen                             | Auflegen der Mandibel auf den Rücken des ɔ für mind. 5 Sek.                                |
| kb   | Katzenbuckel                              | starke kyphotische Krümmung des Rückens                                                    |
| ke   | Kreisen                                   | sich zusammen mit einem Partner in antiparalleler Stellung um eine gemeinsame Achse drehen |
| kf   | Kotabfressen                              | Kotpillen aus dem Rektum von Jungtieren entfernen und fressen                              |
| ko   | Koten                                     | Defäkation                                                                                 |
| kp   | Kopulation                                | Intromission des Penis in die Vagina                                                       |
| kpi  | Kopulationsintention                      | Hochheben einer oder beider Vorderbeine auf den Rücken des ɔ                               |
| leg  | Lecken an Gegenständen                    | ein- oder mehrmaliges Ueberstreichen von Objekten mit der Zunge                            |
| lep  | Soziales Lecken                           | ein oder mehrmaliges Ueberstreichen von Körperstellen eines Partners mit der Zunge         |
| lepj | Soziales Lecken an Juvenilen              | wie lep, Rezeptor ist ein Jungtier                                                         |

|      |                                                               |                                                                                                                     |
|------|---------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| li   | Liegen                                                        | Bauch und angewinkelte Extremitäten berühren den Boden                                                              |
| liru | Liegen-Ruhen                                                  | Liegen ohne begleitende Tätigkeit                                                                                   |
| liwk | Liegen-Wiederkäuen                                            | durch den Begriff bereits definiert                                                                                 |
| ma   | Masturbation                                                  | Frikationsbewegungen mit der Spitze des erigierten Penis im Maul                                                    |
| mwz  | Mundwinkelziehen                                              | maximales Öffnen der Lippen im buccalen Bereich                                                                     |
| na   | Naso-anal-Kontakt                                             | die Nase ist gegen die Analregion eines Partners gerichtet<br>Maximaldistanz: 10 cm                                 |
| ni   | Naso-inguinal-Kontakt                                         | Beriechen oder Berühren der Inguinal- und Flankenzone eines Partners. Maximaldistanz: 10 cm                         |
| nk   | Nasen-Kopf-Kontakt                                            | die Nase ist gegen den Kopf eines Partners gerichtet. Maximaldistanz: 10 cm                                         |
| nkn  | Naso-nasal-Kontakt                                            | die Nase ist gegen jene eines Partners gerichtet. Maximaldistanz: 5 cm                                              |
| nko  | Nasen-Ohren-Kontakt                                           | die Nase ist gegen ein Ohr eines Partners gerichtet. Maximaldistanz: 5 cm                                           |
| nks  | Nasen-Kopfseiten-Kontakt                                      | die Nase ist gegen die seitlichen Kopfteile eines Partners gerichtet. Maximaldistanz: 5 cm                          |
| nr   | Nasen-Rücken-Kontakt                                          | Beriechen oder Berühren der Rückenzone eines Partners. Maximaldistanz: 5 cm                                         |
| oa   | Ohren aufgerichtet                                            | Die Ohrmuscheln weisen nach vorn                                                                                    |
| oe   | Optisches Erkennen eines sich nähernden Tieres als Artgenosse | Sichern gegen einen mindestens 5 m entfernten Partner und anschließende Wiederaufnahme der unterbrochenen Tätigkeit |
| og   | Ohren zurückgelegt                                            | Die Ohrmuscheln weisen in seitliche Richtung                                                                        |
| pl   | Penis-lecken                                                  | Bearbeiten des nichterigierten Penis mit der Zunge                                                                  |

|      |                                        |                                                                                                             |
|------|----------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| psp  | Prellsprung                            | alle vier Extremitäten heben im gleichen Moment vom Boden ab und setzen wieder gleichzeitig auf             |
| rig  | Riechen an Gegenständen                | die Nase ist gegen ein Objekt gerichtet. Maximaldistanz 5 cm, Minimaldauer 1 Sek.                           |
| sä   | Säugen                                 | Präsentieren des Gesäuges und anschließendes Trinkenlassen                                                  |
| saj  | Saugen durch Jungtiere                 | Aufnahme von Milch vom Gesäuge der Mutter durch Jungtiere                                                   |
| säv  | Säugen-verweigern                      | Das Muttertier verhindert das Saugen durch Nichtannehmen der Säugeposition                                  |
| saŏ  | Gesäugelecken und Saugen durch ŏŏ      | Bearbeiten des Gesäuges mit der Zunge oder Milchtrinken durch ŏŏ                                            |
| sb   | Schnauben                              | Kurzes, wiederholtes Ausstossen von Luft aus dem wenig geöffneten Maul                                      |
| sd   | Schwanzdrehen                          | Der Schwanz bewegt sich langsam hin und her und dreht gleichzeitig um die eigene Achse (Drehwinkel ca. 60°) |
| sk   | Schwanzklappen                         | sehr schnelles Auf- und Ab-Schleudern des Schwanzes                                                         |
| sl   | Schlafen                               | die Augen für länger als 10 Sekunden schliessen                                                             |
| srp  | Scharren auf dem Rücken eines Partners | mit einer Vorderextremität auf dem Rücken eines liegenden q kratzen                                         |
| ss   | Schnauzenstossen                       | Antupfen der Flanke mit der Nase oder dem Nasenrücken                                                       |
| ssch | Sich Schütteln                         | Kopf und Rumpf werden hin- und hergeschlenkert                                                              |
| st   | Stehen                                 | Alle vier Extremitäten befinden sich auf dem Boden                                                          |
| stru | Stehen-Ruhen                           | Der Hinterkörper ist auf die Fersengelenke abgestützt                                                       |
| stwk | Stehen-Wiederkäuen                     | durch den Begriff definiert                                                                                 |
| te   | Treten                                 | alternierendes langsames Anheben und Absenken der Hinterextremitäten an Ort                                 |

|     |                                 |                                                                                                                     |
|-----|---------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| tr  | Trommeln                        | Sehr schnelles Anheben und zu Boden Schleudern einer oder beider Hinterextremitäten und/oder einer Vorderextremität |
| tra | Traben                          | nach KRUEGER (1958)                                                                                                 |
| üsp | Ueberspringen eines Artgenossen | Ueber einen Partner hinwegsetzen                                                                                    |
| vf  | Verfolgen                       | einem Partner hinterhergaloppieren. Minimaldistanz: 1 m                                                             |
| vh  | Vorne hoch                      | maximales Abheben des Thorax vom Boden durch Strecken der Vorderextremitäten                                        |
| vst | Vorstehen                       | Anheben einer Vorder- oder Hinterextremität. Mindestdauer: 1 Sek.                                                   |
| vt  | Vorne tief                      | Absenken von Vorderkörper und Hals gegen den Boden                                                                  |
| wk  | Wiederkäuen                     | erneutes Kauen der hochgewürgten Boli                                                                               |
| zw  | Zähnewetzen                     | sehr schnelles Hin- und Herbewegen des Unterkiefers bei $\sigma\sigma$                                              |

## Curriculum vitae

Am 3. September 1947 wurde ich, Nikolaus Paul Robin, Bürger von Uznach (Kanton St.Gallen) in Uznach geboren und besuchte dort die Primar- und Sekundarschulen. Die Maturität Typus C erlangte ich an der Kantonschule Kollegium Schwyz.

Im Wintersemester 1968 immatrikulierte ich mich an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich, wo ich im Mai 1974 mit dem Diplom als Naturwissenschaftler mit Hauptfach Zoologie abschloss. Seit Dezember 1974 arbeitete ich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Hediger an meiner Dissertation.

Von Januar 1974 bis Februar 1975 war ich in der chemischen Industrie angestellt. Dann arbeitete ich bis Juli 1978 als teilzeitbeschäftigter Fachlehrer für Naturwissenschaften an der Bezirksschule in Lachen. Seit August 1978 bin ich als Zoologischer Assistent am Städtischen Tierpark in Bern tätig.

Die Vorlesungen und Kurse der folgenden Dozenten habe ich besucht: Akert, Bachofen, Biegert, Burla, Chen, Claude, Cook, Endress, Eugster, Furrer, Glaser, Hadorn, Haefner, Hagmann, Hampel, Hediger, Heusser, Hünemann, Hunsberger, Jungen, Jungen-Hauschteck, Klötzli, Krämer, Kubik, Kuhn-Schnyder, Kummer, Kurt, Nievergelt, Nöthiger, Oswald, Rast, Rieber, Rohweder, Rüst, Schaeppi, Schlittler, Schmid, Tardent, Thomas, Tobler, Töndury, Trümper, Turner, Wanner, Wehner, Ziswiler.





